Biología

SEGUNDA EDICIÓN

CIENCIA Y NATURALEZA



AUDESIRK AUDESIRK BYERS

Biología

CIENCIA Y NATURALEZA

SEGUNDA EDICIÓN

Teresa Audesirk
University of Colorado at Denver and Health Science Center

Gerald Audesirk
University of Colorado at Denver and Health Science Center

Bruce E. Byers
University of Massachusetts, Amherst

TRADUCCIÓN
Augusta Victoria Flores Flores
Traductora profesional

REVISIÓN TÉCNICA Y ADAPTACIÓN

Vicente Gerardo Hernández Hernández
Preparatoria de la Universidad La Salle

Paula Cortés García
Colegio Gimnasio del Norte
Bogotá, Colombia



México • Argentina • Brasil • Colombia • Costa Rica • Chile • Ecuador
España • Guatemala • Panamá • Perú • Puerto Rico • Uruguay • Venezuela

Datos de catalogación bibliográfica

AUDESIRK, TERESA; AUDESIRK, GERALD; BYERS, BRUCE E.
Biología: Ciencia y naturaleza

Pearson Educación de México, 2008

ISBN 978-970-26-1222-3
Área: Ciencias

Formato 21 × 27 Páginas: 712

ISBN 0-13-238061-7

Esta edición en español es la única autorizada.

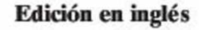
Edición en español
Editor: Enrique Quintanar Duarte
e-mail: enrique.quintanar@pearsoned.com
Editor de desarrollo: Felipe Hernández Carrasco
Supervisor de producción: Rodrigo Romero Villalobos

SEGUNDA EDICIÓN, 2008

D.R. © 2008 por Pearson Educación de México,
S.A. de C.V.
Atlacomulco Núm. 500, 5° Piso
Col. Industrial Atoto
53519, Naucalpan de Juárez, Edo. de México

Cámara Nacional de la Industria Editorial
Mexicana. Reg. Núm. 1031

Prentice Hall es una marca registrada de Pearson Educación de México, S.A. de C.V.



Editor: Jeff Howard
Development Editor: Anne Scanlan-Rohrer
Production Editor: Tim Flem/PublishWare
Media Editor: Patrick Shriner
Executive Managing Editor: Kathleen Schiaparelli
Editor in Chief of Development: Carol Trueheart
Media Production: nSight
Managing Editor, Science Media: Rich Barnes
Director of Marketing: Patrick Lynch
Marketing Assistant: Jessica Muraviov
Director of Creative Services: Paul Belfanti
Creative Director: Juan Lopez
Art Director: John Christiana
Interior Design: Maureen Eide
Cover Designers: Maureen Eide and John Christiana
Page Composition: PublishWare
Manufacturing Manager: Alexis Heydt-Long
Buyer: Alan Fischer
Senior Managing Editor, Art Production and Management: Patricia Burns
Manager, Production Technologies: Matthew Haas
Managing Editor, Art Management: Abigail Bass
Art Development Editor: Jay McElroy
Art Production Editor: Rhonda Aversa
Manager, Art Production: Sean Hogan
Assistant Manager, Art Production: Ronda Whitson
Illustrations: ESM Art Production; Lead Illustrators: Daniel Knopsnyder, Stacy Smith, Nathan Storck; Imagineering; Stephen Graepel
Cartographer: GeoNova, LLC
Assistant Managing Editor, Science Supplements: Karen Bosch
Editorial Assistant: Gina Kayed
Production Assistant: Nancy Bauer
Director, Image Resource Center: Melinda Reo
Manager, Rights and Permissions: Zina Arabia
Interior Image Specialist: Beth Boyd Brenzel
Cover Image Specialist: Karen Sanatar
Image Permission Coordinator: Debbie Latronica
Photo Researcher: Yvonne Gerin
Cover Photograph: Rockhopper Penguins; The Neck, Saunders Island, Falkland Islands, by Laura Crawford Williams

ISBN 10: 970-26-1222-5
ISBN 13: 978-970-26-1222-3



Impreso en México. *Printed in Mexico.*
1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 - 10 09 08 07 06

Resumen de Contenido

Ensayos

GUARDIÁN DE LA TIERRA

GUARDIÁN DE LA SALUD

DE CERCA

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA

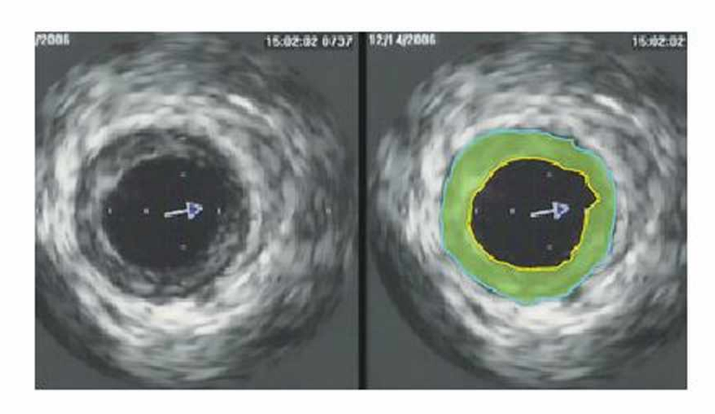
GUARDIÁN DE LA BIOTECNOLOGÍA

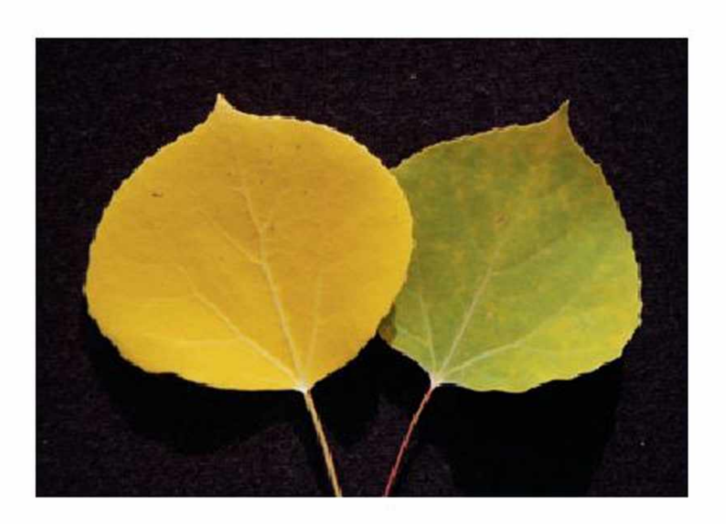
ENLACES CON LA VIDA

CONEXIONES EVOLUTIVAS

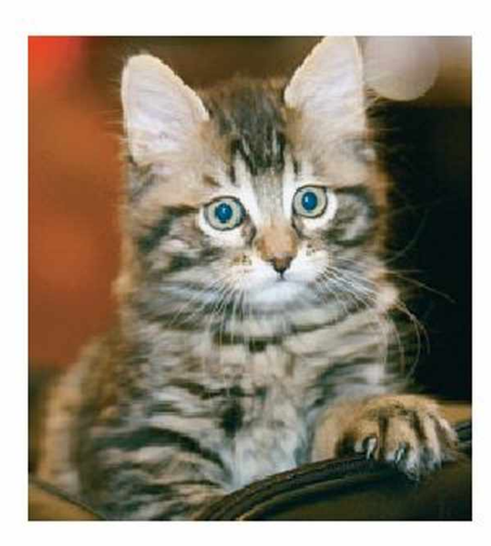
Contenido




15:02:02 0737
12/14/2006
15:02:02











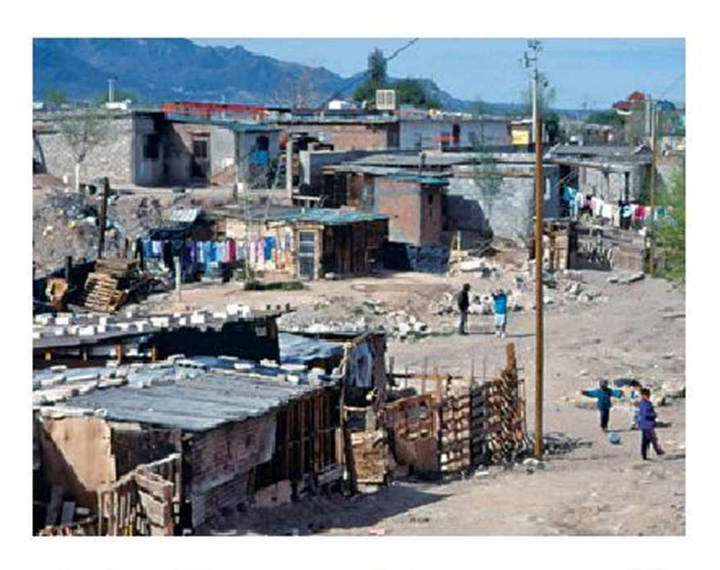












Prefacio

Nuestros alumnos reciben y continuarán recibiendo un cúmulo de información científica, y muchas veces de información errónea, sobre una diversidad de temas: calentamiento global, cultivos manipulados mediante bioingeniería, investigación sobre células madre, enfermedad de las vacas locas y biodiversidad, entre muchos otros. En un campo en rápida expansión como el de la biología, ¿cómo se decide qué conceptos y hechos comunicar? ¿Qué tipo de conocimiento sobre biología ayudará mejor a los estudiantes a tomar decisiones informadas en relación con sus vidas, en el presente y en el futuro? ¿Qué conocimientos ayudarán a los estudiantes a prepararse mejor para los cursos más avanzados? Hemos revisado esta edición de *Biología: Ciencia y naturaleza* reconociendo que no existen respuestas únicas a tales preguntas y con la idea de dar a los usuarios del libro mayores opciones.

Al consultar con educadores comprometidos en la emocionante pero desafiante misión de introducir a los alumnos en el campo de la biología, surgió un consenso: "Necesitamos ayudar a los estudiantes a estar informados en el terreno científico". El conocimiento científico da a un estudiante herramientas mentales para hacer frente al conocimiento en expansión. Esto requiere un fundamento de conocimiento fáctico que provea un marco cognoscitivo en el que pueda integrarse la nueva información. No obstante, el conocimiento científico también incluye la capacidad de captar y evaluar nuevos datos de los medios de información, como la prensa. Un individuo informado en el terreno científico reconoce la interrelación de los conceptos y la necesidad de integrar información proveniente de muchas áreas.

BIOLOGÍA: CIENCIA Y NATURALEZA COMUNICA DE MANERA EFICAZ LA RIQUEZA DE LA INFORMACIÓN CIENTÍFICA

Biología: Ciencia y naturaleza no sólo es un libro revisado y mejorado, sino un paquete completo de herramientas de aprendizaje para los estudiantes, y de enseñanza para los profesores. Nuestras principales metas son:

- Ayudar a los profesores a presentar la información sobre el tema en una forma que fomente el conocimiento científico entre los alumnos.
- Ayudar a los estudiantes a adquirir información de acuerdo con sus propios estilos de aprendizaje.
- Ayudar a los estudiantes a relacionar esta información con sus propias vidas, así como a comprender su importancia y relevancia.

BIOLOGÍA: CIENCIA Y NATURALEZA

...está organizado de manera clara y uniforme

En todos los capítulos, los alumnos encontrarán herramientas que les permitirán navegar a través de la información.

- Cada capítulo inicia con una sección "De un vistazo", en la que se presentan los principales apartados y ensayos de ese capítulo. Los profesores pueden asignar fácilmente —y los estudiantes podrán localizar— los temas clave dentro del capítulo.
- Las secciones principales se presentan con preguntas generales, mientras que los subtítulos son enunciados que resumen y reflejan su contenido más específico. Una importante meta pedagógica de esta organización es el énfasis en la biología como una jerarquía de conceptos interrelacionados, y no como un simple compendio de temas aislados e independientes.
- El "Resumen de conceptos clave" une importantes conceptos utilizando los títulos de mayor jerarquía en el capítulo, y su sistema de numeración permite a los profesores y estudiantes revisar la información de manera eficiente.
- Se incluyen preguntas al final de cada Estudio de caso, en muchos pies de figura, así como en la sección "Aplicación de conceptos". Estas características estimulan a los estudiantes a pensar acerca de la ciencia en vez de sólo memorizar los hechos.

...contiene ilustraciones mejoradas

A partir del consejo de los revisores y del cuidadoso escrutinio de los autores, una vez más hemos mejorado las ilustraciones. Para esta edición:

- ***Se agregaron y remplazaron muchas fotografías*** para ayudar a captar el interés del estudiante. La organización del libro, ahora más flexible, permitió incorporar fotografías de plantas y animales que antes sólo se describían en palabras.
- ***Continúa el énfasis en la consistencia del color*** Los colores se utilizan de manera consistente para ilustrar átomos, estructuras y procesos específicos.
- ***Se agregaron más figuras que ilustran procesos clave*** Además de volver a dibujar muchos diagramas para hacerlos más claros e interesantes, agregamos nuevas figuras que ilustran visualmente y concatenan procesos complejos, como el de la fotosíntesis y la respiración celular.
- ***Hay mayor claridad en los rótulos de las figuras*** Hemos agregado recuadros de texto dentro de las figuras para garantizar explicaciones más claras.
- ***Una vez más, en muchos pies de figura se incluyen preguntas que hacen reflexionar al estudiante*** Las respuestas a estas preguntas están disponibles por primera vez al final del libro.

...se actualizó y reorganizó

Incorporamos información acerca de descubrimientos científicos sobre los que los estudiantes quizás hayan leído en los periódicos; la información se ubica en el contexto científico para ayudar a consolidar su conocimiento. Aunque cada capítulo se revisó cuidadosamente, he aquí algunos puntos de interés de esta edición:

- ***Unidad 1: La vida de la célula*** Nuevos casos introducen al estudiante en el terreno de la bioingeniería y le presentan los enigmáticos priones, responsables de la enfermedad de las vacas locas. En respuesta a las sugerencias de los revisores, hemos invertido el orden de presentación de los capí-

tulos 4 y 5 con respecto a ediciones anteriores. La estructura de la célula ahora se estudia antes de la estructura de la membrana, lo cual nos permite describir los detalles de las especializaciones de la membrana en el contexto de las estructuras celulares que se presentaron previamente. En el capítulo 5, "Estructura y función de la membrana celular", la cobertura de los temas de difusión, ósmosis y tonicidad se enriqueció; también agregamos un ensayo de Investigación científica sobre el descubrimiento y la estructura de las acuaporinas.

- ***Unidad 2: Herencia*** En el capítulo 9, "DNA: La molécula de la herencia", se amplió la explicación del descubrimiento del DNA como molécula de la herencia con un ensayo de Investigación científica, que describe el experimento de Hershey-Chase como una aplicación del método científico. En el capítulo 10 "Expresión y regulación de los genes" se agregó información sobre la organización de los genes en los procariotas, la transcripción y traducción de los genes, y se destacan importantes similitudes y diferencias entre procariotas y eucariotas. En el capítulo 11, "La continuidad de la vida: Reproducción celular", una nueva sección describe la importancia y el cumplimiento puntual de la mitosis y la meiosis en los ciclos de vida de los eucariotas. También en el capítulo 11, el Estudio de caso sobre el cáncer de piel da una perspectiva del mundo real a una nueva sección sobre el control de la división celular; en la sección Guardián de la salud se describe la base genética del cáncer. El capítulo 13, "Biotecnología", se actualizó con nuevos ensayos sobre las aplicaciones de la biotecnología. Al igual que en ediciones pasadas, el capítulo continúa su enfoque dual sobre tecnologías y aplicaciones, poniendo especial atención en las controversias de carácter práctico y ético de los usos médicos y agrícolas de la biotecnología.
- ***Unidad 3: Evolución y diversidad de la vida*** En respuesta a las solicitudes de los revisores, dedicamos ahora dos capítulos a la cobertura de las bacterias, arqueas y virus, así como a diversos protistas eucarióticos. La unidad 3 incluye explicaciones ampliadas de varios temas clave para la sistemática y la genética evolutiva, así como nuevas figuras para ilustrar estos conceptos, muchas veces desafiantes.
- ***Unidad 4: Historia evolutiva de los seres vivos*** Los capítulos que se ocupan de la diversidad de la vida incluyen una explicación ampliada de las numerosas categorías de clasificación dentro de los grupos de vertebrados e invertebrados. A lo largo de la unidad, se agregaron o revisaron varios temas para reflejar los más recientes hallazgos en el campo de la biología evolutiva.
- ***Unidad 5: Ecología*** El capítulo 25, "Crecimiento y regulación de las poblaciones", ahora incluye tablas de vida, crecimiento logístico y demografía. El capítulo 27, "¿Cómo funcionan los ecosistemas?", contiene información actualizada sobre el ambiente, incluye secciones sobre la limpieza del aire y el agua, así como un nuevo ensayo Guardián de la Tierra titulado "Los polos en peligro". El capítulo 28, "Los diversos ecosistemas de la Tierra", ahora describe dos nuevos hábitat acuáticos: corrientes de agua dulce y ríos, y ecosistemas marinos. Un aspecto relevante de esta edición es un nuevo capítulo sobre el campo emergente de la biología de la conservación. En el capítulo 29, "Conservación de la biodiversidad de la Tierra", describe los servicios que prestan los ecosistemas y los intentos por calcular su valor para la humanidad. Se explica cómo las actividades humanas reducen la biodiversidad y se analiza cómo los esfuerzos de conservación y usos sustentables pueden preservar y restaurar los ecosistemas funcionales.

…compromete y motiva a los estudiantes

Los estudiantes no pueden volverse letrados en ciencia por imposición; deben participar activamente en adquirir tanto la información como las destrezas necesarias para tal efecto. Por ello es crucial que los estudiantes reconozcan que la biología se refiere a sus vidas personales y a la vida a su alrededor. Para ayudar a los estudiantes a comprometerse y a sentirse motivados, esta nueva edición continúa ofreciendo las siguientes características:

- ***Enlaces con la vida*** La breve sección "Enlaces con la vida", escrita de manera informal, se relaciona con temas que son familiares al estudiante, a la vez que relevantes para el capítulo.
- ***Estudios de caso*** En esta edición, hemos conservado y actualizado los estudios de caso más relevantes, al tiempo que se introdujeron otros nuevos. Los estudios de caso se basan en asuntos de actualidad, situaciones que atañen a los estudiantes o temas de biología particularmente fascinantes. Al final de cada capítulo, la sección "Otro vistazo al estudio de caso" permite a los estudiantes explorar el tema más a fondo a la luz de lo que aprendieron. Los estudiantes también encontrarán una investigación con mayor profundidad de cada estudio de caso en el sitio Web de este libro.
- ***Bioética*** Muchos temas explorados en el texto tienen implicaciones éticas para la vida humana. Entre ellos se incluyen la ingeniería genética y la clonación, el uso de animales en investigaciones y el efecto de las actividades humanas en otras especies. Ahora están identificados con un icono de bioética que alerta a los estudiantes y profesores sobre la posibilidad de discutir e investigar más ampliamente.
- ***Ensayos*** Conservamos el conjunto completo de ensayos en esta edición. Los recuadros "Guardián de la Tierra" exploran asuntos ambientales de actualidad, mientras que las secciones "Guardián de la salud" se ocupan de temas médicos. Los ensayos De cerca permiten a los profesores explorar temas selectos con mayor detalle; las secciones "Investigación científica" explican cómo se adquiere el conocimiento científico. Los ensayos bajo el título "Conexiones evolutivas" cierran algunos de los capítulos ubicando los temas en un contexto evolutivo.

…ofrece diferentes medios y complementos

- ***Companion Web site with Grade Tracker* (www.pearsoneducacion.net/audesirk)** Este sitio Web en inglés está disponible las 24 horas los 7 días de la semana y se enfoca en herramientas de estudio para ayudar a los estudiantes a dominar los conceptos del curso. El sitio incluye una guía de orientación *online* para organizar el estudio, cuestionarios de los capítulos para ayudar a los alumnos a determi-

nar qué tan bien conocen la información y 103 tutoriales Web que presentan animaciones y actividades para ayudar a explicar los conceptos más desafiantes en cada capítulo.

RECONOCIMIENTOS

Biología: Ciencia y naturaleza es en verdad un trabajo de equipo. Nuestra editora de desarrollo Anne Scanlan-Rohrer buscó maneras de hacer el texto más claro, consistente y amigable para los alumnos. El director de arte John Christiana desarrolló y realizó un diseño fresco para esta nueva edición, y la editora de arte Rhonda Aversa coordinó hábilmente el trabajo con las ilustraciones. Las nuevas y mejoradas ilustraciones fueron diseñadas por Artworks con la ayuda de Jay McElroy. La investigadora de fotografía Ivonne Gerin buscó incansablemente fotografías excelentes. Christianne Thillen realizó el trabajo de corrección con meticulosa atención a los detalles. Tim Flem, nuestro editor de producción, reunió el trabajo de arte, las fotografías y el texto en una obra perfectamente integrada y aceptó los cambios de último momento con admirable buen ánimo. El editor de medio Patrick Shriner y la asistente de edición Crissy Dudonis coordinaron la producción de todos los medios y materiales auxiliares de estudio que hicieron posible el paquete completo de *Biología: Ciencia y naturaleza*. El director de marketing, Mandy Jellerichs, ayudó a crear la estrategia de marketing que comunicara de la manera más eficaz posible nuestro mensaje a la audiencia. Los editores Teresa Chung y Jeff Howard dirigieron el proyecto con energía e imaginación. Agradecemos a Teresa su fe inquebrantable en el proyecto y por reunir un fantástico equipo que lo pusiera en marcha. También agradecemos a Jeff por llevar este enorme proyecto a término con paciencia y destreza.

TERRY Y GERRY AUDESIRK

BRUCE E. BYERS

REVISORES DE ESTA EDICIÓN

George C. Argyros, *Northeastern University*
Peter S. Baletsa, *Northwestern University*
John Barone, *Columbus State University*
Michael C. Bell, *Richland College*
Melissa Blamires, *Salt Lake Community College*
Robert Boyd, *Auburn University*
Michael Boyle, *Seattle Central Community College*
Matthew R. Burnham, *Jones County Junior College*
Nicole A. Cintas, *Northern Virginia Community College*
Jay L. Comeaux, *Louisiana State University*
Sharon A. Coolican, *Cayuga Community College*
Mitchell B. Cruzan, *Portland State University*
Lewis Deaton, *University of Louisiana-Lafayette*
Dennis Forsythe, *The Citadel*
Teresa L. Fulcher, *Pellissippi State Technical Community College*
Martha Groom, *University of Washington*
Richard Hanke, *Rose State College*
Kelly Hogan, *University of North Carolina-Chapel Hill*
Dale R. Horeth, *Tidewater Community College*
Joel Humphrey, *Cayuga Community College*
James Johnson, *Central Washington University*
Joe Keen, *Patrick Henry Community College*
Aaron Krochmal, *University of Houston-Downtown*
Stephen Lebsack, *Linn-Benton Community College*
David E. Lemke, *Texas State University*
Jason L. Locklin, *Temple College*
Cindy Malone, *California State University-Northridge*
Mark Manteuffel, *St. Louis Community College*
Steven Mezik, *Herkimer County Community College*
Christine Minor, *Clemson University*
Lee Mitchell, *Mt. Hood Community College*
Nicole Moore, *Austin Peay University*
James Mulrooney, *Central Connecticut State University*
Charlotte Pedersen, *Southern Utah University*
Robert Kyle Pope, *Indiana University South Bend*
Kelli Prior, *Finger Lakes Community College*
Jennifer J. Quinlan, *Drexel University*
Robert N. Reed, *Southern Utah University*
Wenda Ribeiro, *Thomas Nelson Community College*
Elizabeth Rich, *Drexel University*
Frank Romano, *Jacksonville State University*
Amanda Rosenzweig, *Delgado Community College*
Marla Ruth, *Jones County Junior College*
Eduardo Salazar, *Temple College*
Brian W. Schwartz, *Columbus State University*
Steven Skarda, *Linn-Benton Community College*
Mark Smith, *Chaffey College*
Dale Smoak, *Piedmont Technical College*
Jay Snaric, *St. Louis Community College*
Phillip J. Snider, *University of Houston*
Gary Sojka, *Bucknell University*
Nathaniel J. Stricker, *Ohio State University*
Martha Sugermeyer, *Tidewater Community College*
Peter Svensson, *West Valley College*
Sylvia Torti, *University of Utah*
Rani Vajravelu, *University of Central Florida*
Lisa Weasel, *Portland State University*
Diana Wheat, *Linn-Benton Community College*
Lawrence R. Williams, *University of Houston*
Michelle Withers, *Louisiana State University*
Taek You, *Campbell University*
Martin Zahn, *Thomas Nelson Community College*
Izanne Zorin, *Northern Virginia Community College-Alexandria*

REALIZADORES Y REVISORES DE MEDIOS DE APOYO Y COMPLEMENTOS

Tamatha Barbeau, *Francis Marion University*
Linda Flora, *Montgomery County Community College*
Anne Galbraith, *University of Wisconsin-La Crosse*
Christopher Gregg, *Louisiana State University*
Theresa Hornstein, *Lake Superior College*
Dawn Janich, *Community College of Philadelphia*
Steve Kilpatrick, *University of Pittsburgh at Johnstown*
Bonnie L. King, *Quinnipiac University*
Michael Kotarski, *Niagara University*
Nancy Pencoe, *University of West Georgia*
Kelli Prior, *Finger Lakes Community College*
Greg Pryor, *Francis Marion University*
Mark Sugalski, *Southern Polytechnic State University*
Eric Stavney, *DeVry University*
Michelle D. Withers, *Louisiana State University*
Michelle Zurawski, *Moraine Valley Community College*

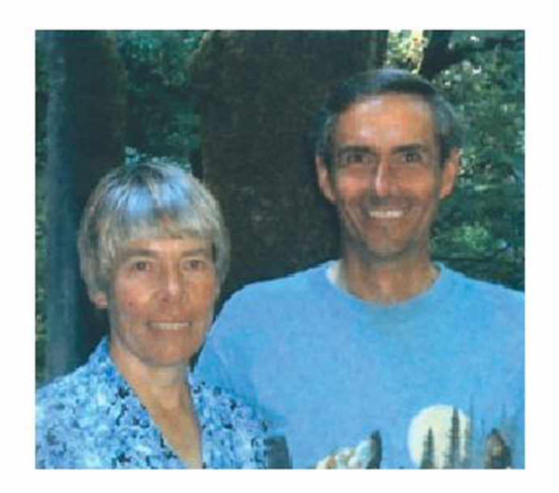
REVISORES DE EDICIONES PREVIAS

W. Sylvester Allred, *Northern Arizona University*
Judith Keller Amand, *Delaware County Community College*
William Anderson, *Abraham Baldwin Agriculture College*
Steve Arch, *Reed College*
Kerri Lynn Armstrong, *Community College of Philadelphia*
G. D. Aumann, *University of Houston*
Vernon Avila, *San Diego State University*
J. Wesley Bahorik, *Kutztown University of Pennsylvania*
Bill Barstow, *University of Georgia-Athens*
Colleen Belk, *University of Minnesota, Duluth*
Michael C. Bell, *Richland College*
Gerald Bergtrom, *University of Wisconsin*
Arlene Billock, *University of Southwestern Louisiana*
Brenda C. Blackwelder, *Central Piedmont Community College*
Raymond Bower, *University of Arkansas*
Marilyn Brady, *Centennial College of Applied Arts and Technology*
Virginia Buckner, *Johnson County Community College*
Arthur L. Buikema, Jr., *Virginia Polytechnic Institute*
J. Gregory Burg, *University of Kansas*
William F. Burke, *University of Hawaii*
Robert Burkholter, *Louisiana State University*
Kathleen Burt-Utley, *University of New Orleans*
Linda Butler, *University of Texas-Austin*
W. Barkley Butler, *Indiana University of Pennsylvania*
Jerry Button, *Portland Community College*
Bruce E. Byers, *University of Massachusetts-Amherst*
Sara Chambers, *Long Island University*
Nora L. Chee, *Chaminade University*
Joseph P. Chinnici, *Virginia Commonwealth University*
Dan Chiras, *University of Colorado-Denver*
Bob Coburn, *Middlesex Community College*
Joseph Coelho, *Culver Stockton College*
Martin Cohen, *University of Hartford*
Walter J. Conley, *State University of New York at Potsdam*
Mary U. Connell, *Appalachian State University*
Jerry Cook, *Sam Houston State University*
Joyce Corban, *Wright State University*
Ethel Cornforth, *San Jacinto College-South*
David J. Cotter, *Georgia College*
Lee Couch, *Albuquerque Technical Vocational Institute*
Donald C. Cox, *Miami University of Ohio*
Patricia B. Cox, *University of Tennessee*
Peter Crowcroft, *University of Texas--Austin*
Carol Crowder, *North Harris Montgomery College*
Donald E. Culwell, *University of Central Arkansas*
Robert A. Cunningham, *Erie Community College, North*
Karen Dalton, *Community College of Baltimore County-Catonsville Campus*
Lydia Daniels, *University of Pittsburgh*
David H. Davis, *Asheville-Buncombe Technical Community College*
Jerry Davis, *University of Wisconsin-La Crosse*
Douglas M. Deardon, *University of Minnesota*
Lewis Deaton, *University of Southwestern Louisiana*
Fred Delcomyn, *University of Illinois-Urbana*
David M. Demers, *University of Hartford*
Lorren Denney, *Southwest Missouri State University*
Katherine J. Denniston, *Towson State University*
Charles F. Denny, *University of South Carolina-Sumter*
Jean DeSaix, *University of North Carolina-Chapel Hill*
Ed DeWalt, *Louisiana State University*
Daniel F. Doak, *University of California-Santa Cruz*
Matthew M. Douglas, *University of Kansas*
Ronald J. Downey, *Ohio University*
Ernest Dubrul, *University of Toledo*
Michael Dufresne, *University of Windsor*
Susan A. Dunford, *University of Cincinnati*
Mary Durant, *North Harris College*
Ronald Edwards, *University of Florida*
Rosemarie Elizondo, *Reedley College*
George Ellmore, *Tufts University*
Joanne T. Ellzey, *University of Texas-El Paso*
Wayne Elmore, *Marshall University*
Thomas Emmel, *University of Florida*
Carl Estrella, *Merced College*
Nancy Eyster-Smith, *Bentley College*
Gerald Farr, *Southwest Texas State University*
Rita Farrar, *Louisiana State University*
Marianne Feaver, *North Carolina State University*
Susannah Feldman, *Towson University*
Linnea Fletcher, *Austin Community College-Northridge*
Charles V. Foltz, *Rhode Island College*
Dennis Forsythe, *The Citadel*
Douglas Fratianne, *Ohio State University*
Scott Freeman, *University of Washington*
Donald P. French, *Oklahoma State University*
Harvey Friedman, *University of Missouri-St. Louis*
Don Fritsch, *Virginia Commonwealth University*
Teresa Lane Fulcher, *Pellissippi State Technical Community College*
Michael Gaines, *University of Kansas*
Irja Galvan, *Western Oregon University*
Gail E. Gasparich, *Towson University*
Farooka Gauhari, *University of Nebraska-Omaha*
John Geiser, *Western Michigan University*
George W. Gilchrist, *University of Washington*
David Glenn-Lewin, *Iowa State University*
Elmer Gless, *Montana College of Mineral Sciences*

Charles W. Good, *Ohio State University-Lima*
Margaret Green, *Broward Community College*
David Grise, *Southwest Texas State University*
Lonnie J. Guralnick, *Western Oregon University*
Martin E. Hahn, *William Paterson College*
Madeline Hall, *Cleveland State University*
Georgia Ann Hammond, *Radford University*
Blanche C. Haning, *North Carolina State University*
Richard Hanke, *Rose State College*
Helen B. Hanten, *University of Minnesota*
John P. Harley, *Eastern Kentucky University*
William Hayes, *Delta State University*
Stephen Hedman, *University of Minnesota*
Jean Helgeson, *Collins County Community College*
Alexander Henderson, *Millersville University*
Timothy L. Henry, *University of Texas-Arlington*
James Hewlett, *Finger Lakes Community College*
Alison G. Hoffman, *University of Tennessee-Chattanooga*
Leland N. Holland, *Paso-Hernando Community College*
Laura Mays Hoopes, *Occidental College*
Michael D. Hudgins, *Alabama State University*
David Huffman, *Southwest Texas State University*
Donald A. Ingold, *East Texas State University*
Jon W. Jacklet, *State University of New York-Albany*
Rebecca M. Jessen, *Bowling Green State University*
J. Kelly Johnson, *University of Kansas*
Florence Juillerat, *Indiana University-Purdue University at Indianapolis*
Thomas W. Jurik, *Iowa State University*
Arnold Karpoff, *University of Louisville*
L. Kavaljian, *California State University*
Jeff Kenton, *Iowa State University*
Hendrick J. Ketellapper, *University of California, Davis*
Jeffrey Kiggins, *Blue Ridge Community College*
Harry Kurtz, *Sam Houston State University*
Kate Lajtha, *Oregon State University*
Tom Langen, *Clarkson University*
Patricia Lee-Robinson, *Chaminade University of Honolulu*
William H. Leonard, *Clemson University*
Edward Levri, *Indiana University of Pennsylvania*
Graeme Lindbeck, *University of Central Florida*
Jerri K. Lindsey, *Tarrant County Junior College-Northeast*
John Logue, *University of South Carolina-Sumter*
William Lowen, *Suffolk Community College*
Ann S. Lumsden, *Florida State University*
Steele R. Lunt, *University of Nebraska-Omaha*
Daniel D. Magoulick, *The University of Central Arkansas*
Paul Mangum, *Midland College*
Richard Manning, *Southwest Texas State University*
Ken Marr, *Green River Community College*
Kathleen A. Marrs, *Indiana University-Purdue University Indianapolis*
Michael Martin, *University of Michigan*
Linda Martin-Morris, *University of Washington*
Kenneth A. Mason, *University of Kansas*
Margaret May, *Virginia Commonwealth University*
D. J. McWhinnie, *De Paul University*
Gary L. Meeker, *California State University, Sacramento*
Thoyd Melton, *North Carolina State University*
Joseph R. Mendelson III, *Utah State University*
Karen E. Messley, *Rockvalley College*
Timothy Metz, *Campbell University*
Glendon R. Miller, *Wichita State University*
Hugh Miller, *East Tennessee State University*
Neil Miller, *Memphis State University*
Jeanne Mitchell, *Truman State University*
Jack E. Mobley, *University of Central Arkansas*
John W. Moon, *Harding University*
Richard Mortenson, *Albion College*
Gisele Muller-Parker, *Western Washington University*
Kathleen Murray, *University of Maine*
Robert Neill, *University of Texas*
Harry Nickla, *Creighton University*
Daniel Nickrent, *Southern Illinois University*
Jane Noble-Harvey, *University of Delaware*
David J. O'Neill, *Community College of Baltimore County-Dundalk Campus*
James T. Oris, *Miami University of Ohio*
Marcy Osgood, *University of Michigan*
C. O. Patterson, *Texas A&M University*
Fred Peabody, *University of South Dakota*
Harry Peery, *Tompkins-Cortland Community College*
Rhoda E. Perozzi, *Virginia Commonwealth University*
Gary B. Peterson, *South Dakota State University*
Bill Pfitsch, *Hamilton College*
Ronald Pfohl, *Miami University of Ohio*
Bernard Possident, *Skidmore College*
Ina Pour-el, *DMACC-Boone Campus*
Elsa C. Price, *Wallace State Community College*
Marvin Price, *Cedar Valley College*
James A. Raines, *North Harris College*
Paul Ramp, *Pellissippi State Technical College*
Mark Richter, *University of Kansas*
Robert Robbins, *Michigan State University*
Jennifer Roberts, *Lewis University*
Chris Romero, *Front Range Community College*
Paul Rosenbloom, *Southwest Texas State University*
K. Ross, *University of Delaware*
Mary Lou Rottman, *University of Colorado-Denver*
Albert Ruesink, *Indiana University*
Connie Russell, *Angelo State University*
Christopher F. Sacchi, *Kutztown University*
Doug Schelhaas, *University of Mary*
Brian Schmaefsky, *Kingwood College*
Alan Schoenherr, *Fullerton College*
Edna Seaman, *University of Massachusetts, Boston*
Patricia Shields, *George Mason University*
Marilyn Shopper, *Johnson County Community College*
Anu Singh-Cundy, *Western Washington University*
Linda Simpson, *University of North Carolina-Charlotte*
Russel V. Skavaril, *Ohio State University*
John Smarelli, *Loyola University*
Shari Snitovsky, *Skyline College*
John Sollinger, *Southern Oregon University*
Sally Sommers Smith, *Boston University*
Jim Sorenson, *Radford University*
Mary Spratt, *University of Missouri, Kansas City*
Bruce Stallsmith, *University of Alabama-Huntsville*
Benjamin Stark, *Illinois Institute of Technology*
William Stark, *Saint Louis University*
Barbara Stebbins-Boaz, *Willamette University*
Kathleen M. Steinert, *Bellevue Community College*
Barbara Stotler, *Southern Illinois University*
Gerald Summers, *University of Missouri-Columbia*
Marshall Sundberg, *Louisiana State University*
Bill Surver, *Clemson University*
Eldon Sutton, *University of Texas-Austin*
Dan Tallman, *Northern State University*
David Thorndill, *Essex Community College*
William Thwaites, *San Diego State University*

Professor Tobiessen, *Union College*
Richard Tolman, *Brigham Young University*
Dennis Trelka, *Washington and Jefferson College*
Sharon Tucker, *University of Delaware*
Gail Turner, *Virginia Commonwealth University*
Glyn Turnipseed, *Arkansas Technical University*
Lloyd W. Turtinen, *University of Wisconsin-Eau Claire*
Robert Tyser, *University of Wisconsin-La Crosse*
Robin W. Tyser, *University of Wisconsin-La Crosse*
Kristin Uthus, *Virginia Commonwealth University*
F. Daniel Vogt, *State University of New York-Plattsburgh*
Nancy Wade, *Old Dominion University*
Susan M. Wadkowski, *Lakeland Community College*
Jyoti R. Wagle, *Houston Community College-Central*
Lisa Weasel, *Portland State University*
Michael Weis, *University of Windsor*
DeLoris Wenzel, *University of Georgia*
Jerry Wermuth, *Purdue University-Calumet*
Jacob Wiebers, *Purdue University*
Carolyn Wilczynski, *Binghamton University*
P. Kelly Williams, *University of Dayton*
Roberta Williams, *University of Nevada-Las Vegas*
Emily Willingham, *University of Texas-Austin*
Sandra Winicur, *Indiana University-South Bend*
Bill Wischusen, *Louisiana State University*
Chris Wolfe, *North Virginia Community College*
Stacy Wolfe, *Art Institutes International*
Colleen Wong, *Wilbur Wright College*
Wade Worthen, *Furman University*
Robin Wright, *University of Washington*
Brenda L. Young, *Daemen College*
Cal Young, *Fullerton College*
Tim Young, *Mercer University*

Acerca de los autores



TERRY Y GERRY AUDESIRK crecieron en Nueva Jersey, donde se conocieron como estudiantes de licenciatura. Después de casarse en 1970, se mudaron a California, donde Terry obtuvo su doctorado en ecología marina en la Universidad del Sur de California y Gerry obtuvo su doctorado en neurobiología en el Instituto Tecnológico de California. Como estudiantes de posdoctorado en los laboratorios marinos de la Universidad de Washington, colaboraron en trabajos sobre las bases neurales del comportamiento, empleando un molusco marino como sistema modelo.

Terry y Gerry son profesores eméritos de biología en la Universidad de Colorado en Denver, donde impartieron las cátedras de introducción a la biología y neurobiología de 1982 a 2006. En su laboratorio de investigación, financiado por los Institutos Nacionales de la Salud, investigaron cómo los niveles bajos de contaminantes ambientales dañan las neuronas y cómo los estrógenos las protegen.

Terry y Gerry comparten un profundo aprecio por la naturaleza y el aire libre. Les gusta excursionar en las Rocallosas, correr cerca de su casa al pie de las montañas al oeste de Denver y tratar de mantener un huerto a 2130 metros de altitud en presencia de alces y venados hambrientos. Pertenecen desde hace tiempo a numerosas organizaciones dedicadas a la conservación del ambiente. Su hija, Heather, ha dado un nuevo enfoque a sus vidas.



BRUCE E. BYERS, originario de la región central norte de Estados Unidos, se trasladó a las colinas del oeste de Massachusetts, y se incorporó como profesor del departamento de biología de la Universidad de Massachusetts, Amherst. Desde 1993 ha sido miembro del cuerpo docente de la UMass, donde también obtuvo su doctorado. Bruce imparte cursos de introducción a la biología para estudiantes de carreras de ciencias biológicas y de otros campos; también de ornitología y comportamiento animal.

Su eterna fascinación por las aves lo llevó a explorar científicamente su biología. Sus investigaciones actuales se centran en la ecología del comportamiento de las aves, sobre todo en la función y evolución de las señales vocales que usan para comunicarse. La búsqueda de vocalizaciones a menudo obliga a Bruce a salir al campo, donde puede encontrársele antes del amanecer, con grabadora en mano, esperando los primeros trinos del nuevo día.

Para Heather, Jack y Lori y en memoria de Eve y Joe

T. A. & G. A.

A Bob y Ruth, con gratitud

B. E. B.

CAPÍTULO 1

Introducción a la vida en la Tierra



La vida en la Tierra está confinada a la biosfera, que es una capa delgada que cubre la superficie terrestre. Vista desde la Luna, la Tierra es un oasis de vida en nuestro sistema solar.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: La vida en la Tierra ¿y en algún otro lugar?

1.1 ¿Cómo estudian la vida los científicos?

La vida puede estudiarse en diferentes niveles de organización

Los principios científicos fundamentan toda investigación científica

El método científico es la base de la investigación científica

La comunicación es esencial para la ciencia

La ciencia es un esfuerzo humano

Investigación científica: Experimentos controlados, antes y ahora

Las teorías científicas se han probado una y otra vez

1.2 Evolución: La teoría unificadora de la biología

Tres procesos naturales sustentan la evolución

1.3 ¿Cuáles son las características de los seres vivos?

Los seres vivos son complejos, están organizados y se componen de células

Guardián de la Tierra: ¿Por qué debemos preservar la biodiversidad?

Los seres vivos mantienen condiciones internas relativamente constantes mediante la homeostasis

Los seres vivos responden ante estímulos

Los seres vivos obtienen y usan materiales y energía

Enlaces con la vida: La vida que nos rodea

Los seres vivos crecen

Los seres vivos se reproducen

En conjunto, los seres vivos poseen la capacidad de evolucionar

1.4 ¿Cómo clasifican los científicos en categorías la diversidad de seres vivos?

Los dominios Bacteria y Archaea están constituidos por células procarióticas; el dominio Eukarya se compone de células eucarióticas

Los dominios Bacteria y Archaea, así como los miembros del reino Protista, son principalmente unicelulares; los miembros de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son básicamente multicelulares

Los organismos de los distintos reinos tienen diferentes formas de obtener energía.

1.5 ¿Cómo ilumina la vida diaria el conocimiento de la biología?

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO La vida en la Tierra ¿y en algún otro lugar?



ESTUDIO DE CASO

LA VIDA EN LA TIERRA ¿Y EN ALGÚN OTRO LUGAR?

"Vistas desde la Luna, las cosas sorprendentes de la Tierra cortan el aliento, ya que está viva. Las fotografías muestran la superficie lunar seca y llena de cráteres en el fondo, inerte como un viejo hueso. Arriba, flotando libre debajo de la húmeda superficie brillante del luminoso cielo azul, está naciendo la Tierra, la única cosa exuberante en esta parte del Cosmos".

—Lewis Thomas en *The Lives of a Cell* (1974)

CUANDO LEWIS THOMAS, médico e investigador biomédico, observó las primeras fotografías de la Tierra tomadas por astronautas desde la superficie lunar (véase la imagen de la página anterior), él, como la mayoría de los seres humanos, se sintió estupefacto. La desolada y árida superficie de la Luna, en el primer plano, nos recuerda qué tan especial es realmente nuestro planeta: cubierto con plantas verdes, mares azules y nubes blancas. Sin embargo, ¿la Tierra misma está "viva"? No cabe duda de que la vida la ha invadido hasta el último rincón. Las formas de vida más resistentes son también las más sencillas, como los organismos unicelulares llamados colectivamente como *extremófilos*. Estos "microbios sobrevivientes" habitan los ambientes más inhóspitos de nuestro planeta. Algunos crecen en aberturas en la profundidad del lecho marino, donde la presión es 30 veces superior a la de la superficie terrestre y de donde mana agua a temperaturas mayores a los 100°C (212°F), en tanto que se han descubierto otros en muestras de hielo 360 metros (1200 pies) por debajo de la superficie de un lago en la Antártida que ha estado congelado durante cientos de miles de años. Los extremófilos viven en los entornos de alta acidez producidos por los residuos de minería y manantiales termales, y se han descubierto en muestras de rocas extraídas a más de 6400 metros (4 millas) por debajo de la superficie de la Tierra. Estas formas de vida son tan diferentes de nosotros como lo sería la vida alienígena de otro sistema solar. De hecho, su existencia en la Tierra estimula un optimismo cauteloso sobre el hecho de que pueda existir vida, o de que quizás alguna vez existió, en las aparentemente hostiles condiciones encontradas en otros planetas. ¿Qué es la vida y cómo evolucionó? ¿Podrían los organismos sobrevivir en la accidentada superficie lunar o en los inhóspitos ambientes de otros planetas?

1.1 ¿CÓMO ESTUDIAN LA VIDA LOS CIENTÍFICOS?

La vida puede estudiarse en diferentes niveles de organización

La biología utiliza los mismos principios y métodos que las demás ciencias. De hecho, un principio básico de la biología moderna es que los seres vivos siguen las mismas leyes de la física y la química que rigen la materia no viva. Así como la arena puede formar ladrillos que sirven para construir una pared y, a la vez, ésta forma la base de una estructura, los científicos perciben a los seres vivos y a la materia inanimada como una serie de *niveles de organización*, cada uno de los cuales constituye los cimientos del siguiente nivel (**FIGURA 1-1**).

En la Tierra toda la materia se compone de sustancias llamadas **elementos**, cada uno de los cuales es de tipo único. Un **átomo** es la partícula más pequeña de un elemento que conserva las propiedades de ese elemento. Un diamante, por ejemplo, se compone del elemento llamado carbono. La unidad más pequeña posible del diamante es un átomo individual de carbono. Los átomos pueden combinarse de formas específicas para formar estructuras llamadas **moléculas**; por ejemplo, un átomo de carbono puede combinarse con dos átomos de oxígeno para formar una molécula de dióxido de carbono. Aunque muchas moléculas simples se forman espontánea-

Comunidad	Dos o más poblaciones de especies diferentes que viven e interactúan en la misma área	berrendo, halcón, pasto
Población	Miembros de una especie que habitan en la misma área	rebaño de berrendos
Organismo multicelular	Ser vivo individual formado por muchas células	berrendo
Sistema de órganos	Dos o más órganos que actúan en conjunto para realizar una función corporal específica	el sistema digestivo
Órgano	Estructura que normalmente se compone de varios tipos de tejidos que forman una unidad funcional	el estómago
Tejido	Grupo de células similares que desempeñan una función específica	tejido epitelial
Célula	La unidad más pequeña de vida	células sanguíneas, células epiteliales, célula nerviosa
Molécula	Una combinación de átomos	Agua, glucosa, DNA
Átomo	La partícula más pequeña de un elemento que conserva las propiedades de ese elemento	hidrógeno, carbono, nitrógeno, oxígeno

FIGURA 1-1 Niveles de organización de la materia
La vida se basa en la química, pero la cualidad de la vida en sí surge en el nivel celular. Las interacciones entre los componentes de cada nivel y los niveles inferiores permiten el desarrollo del siguiente nivel más alto de organización. **EJERCICIO: Piensa en una pregunta científica que pueda contestarse mediante la investigación a nivel celular, pero que sería imposible responder a nivel de tejido. Luego piensa en una que se responda a nivel de tejido, pero que no se conteste a nivel celular. Repite el proceso para otros dos pares inmediatos de niveles de organización.**

mente, sólo los seres vivos fabrican moléculas extremadamente grandes y complejas. Los seres vivos se componen primordialmente de moléculas complejas, a las que se denomina **moléculas orgánicas**, lo cual significa que contienen una estructura de carbono a la que están unidos, al menos, algunos átomos de hidrógeno.

Aunque los átomos y las moléculas constituyen los bloques de construcción de la vida, la cualidad de la vida misma surge en el nivel celular. Así como un átomo es la unidad más pequeña de un elemento, la **célula** es la unidad más pequeña de vida (**FIGURA 1-2**). Aun cuando muchas formas de vida están compuestas de sólo una célula, en las formas de vida multicelulares, células de tipo similar se combinan para formar las estructuras que se conocen como **tejidos**; por ejemplo, el músculo es una clase de tejido. A la vez, varios tipos de tejidos se combinan para formar **órganos** (por ejemplo, el estómago o el riñón). Varios órganos que realizan conjuntamente una sola función forman un **sistema de órganos** (por ejemplo, el estómago es parte del sistema digestivo, en tanto que el riñón forma parte del sistema urinario). Por lo general, un organismo multicelular tiene varios sistemas de órganos.

Los niveles de organización van más allá de los organismos individuales. Los **organismos** con características morfológicas, fisiológicas y genéticas similares que son capaces de reproducirse entre sí constituyen una **especie**. Los organismos de la misma especie que viven en cierta área se consideran una **población**. El conjunto de poblaciones diferentes que interactúan entre sí forman una **comunidad** (véase la figura 1-1). Observa que cada nivel de organización incorpora a muchos miembros del nivel inferior: una comunidad incluye a muchas poblaciones, una población incluye a muchos organismos, etcétera.

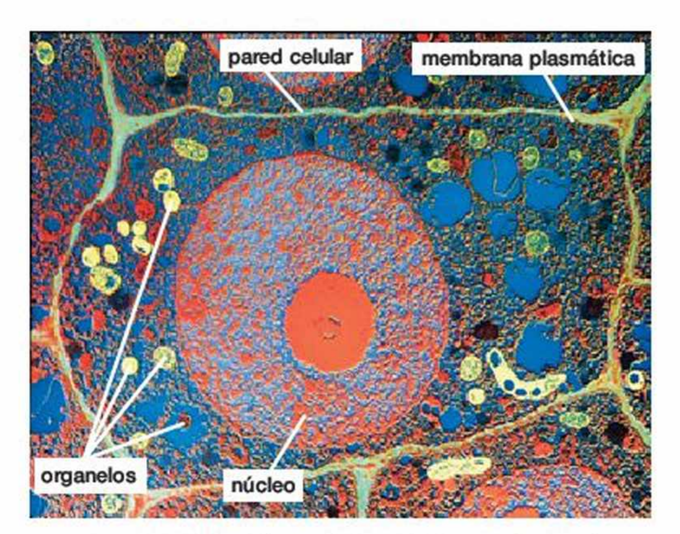


FIGURA 1-2 La célula es la unidad más pequeña de la vida
Esta micrografía de una célula vegetal, coloreada de manera artificial, muestra la pared celular que rodea y da soporte a las células vegetales (no a las animales). Junto a la pared, la membrana plasmática (presente en todas las células) controla las sustancias que entran en la célula y las que salen de ella. El núcleo contiene el DNA de la célula. Ésta también contiene varios tipos de organelos especializados. Algunos almacenan los alimentos; otros los descomponen para obtener energía útil. En las plantas, algunos organelos captan la energía luminosa.

Los biólogos trabajan con los distintos niveles de organización, dependiendo de la pregunta que se hayan formulado. Por ejemplo, para investigar cómo los berrendos digieren sus alimentos, un biólogo podría estudiar los órganos del sistema digestivo de ese animal o, a un nivel inferior, las células que cubren su tracto gastrointestinal. Al profundizar aún más, el científico podría investigar las moléculas biológicas secretadas por el tracto gastrointestinal que digieren el alimento del berrendo. Por otro lado, para indagar si la destrucción de su hábitat está mermando el número de berrendos, los científicos investigarían tanto la población de éstos como las poblaciones de otras especies con quienes interactúan y que forman la comunidad a la que pertenece el berrendo. Los investigadores deben reconocer y elegir el nivel de organización que sea más adecuado para responder la pregunta que se plantearon.

Los principios científicos fundamentan toda investigación científica

La investigación científica, incluida la biológica, se basa en un conjunto pequeño de suposiciones. Aunque nunca es posible demostrar absolutamente tales suposiciones, se les ha probado y validado de forma tan exhaustiva que las llamamos principios científicos. Se trata de los principios de *causalidad natural*, *uniformidad en el espacio y el tiempo*, y *percepción común*.

La causalidad natural es el principio que indica que todos los sucesos tienen causas naturales

A lo largo de la historia de la humanidad, se han adoptado dos enfoques para estudiar el origen de la vida y otros fenómenos naturales. El primero considera que algunos sucesos ocurren gracias a la intervención de fuerzas sobrenaturales que están más allá de lo que podemos comprender. Durante la Edad Media, mucha gente pensaba que la vida surgía espontáneamente de materia inerte. En el siglo XVII las personas creían que los gusanos se originaban a partir de la carne en putrefacción (véase "Investigación científica: Experimentos controlados, antes y ahora") y que los ratones podrían crearse a partir de ropa interior sudada combinada con cascarilla de trigo dentro de un frasco abierto. Las convulsiones epilépticas alguna vez se consideraron resultado de la visita de los dioses al cuerpo del enfermo. En cambio, la ciencia se adhiere al principio de la **causalidad natural**, que señala que todos los sucesos tienen causas naturales que somos capaces de comprender. En la actualidad, sabemos que los gusanos son larvas de las moscas y que la epilepsia es una enfermedad del cerebro en la cual grupos de células nerviosas se activan de manera incontrolada. El principio de la causalidad natural tiene un corolario importante: la evidencia natural que reunimos no ha sido distorsionada de forma deliberada para engañarnos. Esta conclusión parecería obvia, pero no hace mucho tiempo algunos argumentaban que los fósiles no eran prueba de la evolución, sino que Dios los colocó en la Tierra para poner a prueba nuestra fe. Los grandes descubrimientos de la ciencia se basan en la premisa de la causalidad natural.

Las leyes naturales que rigen los sucesos son válidas en todo lugar y en cualquier momento

Un segundo principio fundamental de la ciencia es que las leyes naturales, derivadas del estudio de la naturaleza, son uni-

formes tanto en el espacio como en el tiempo. Las leyes de la gravedad, el comportamiento de la luz y las interacciones de los átomos, por ejemplo, son las mismas en la actualidad que hace mil millones de años y se cumplen tanto en Moscú como en Nueva York, o incluso en Marte. La uniformidad en el espacio y el tiempo resulta especialmente indispensable en biología, ya que muchos sucesos de gran importancia para esta disciplina, como la evolución de la diversidad actual de los seres vivos, ocurrieron antes de que hubiera seres humanos para observarlos. Hay quienes creen que cada uno de los diferentes tipos de organismos fue creado individualmente en algún momento del pasado por intervención directa de Dios; esta filosofía se conoce como *creacionismo*. Los científicos admiten sin reservas que no es posible demostrar que tal idea sea falsa. No obstante, el creacionismo se opone tanto a la causalidad natural como a la uniformidad en el tiempo. El abrumador éxito de la ciencia al explicar los sucesos ambientales por sus causas naturales logró que la mayoría de los científicos rechazaran el creacionismo como explicación de la diversidad de la vida en la Tierra.

La investigación científica se basa en la suposición de que las personas perciben los sucesos naturales de forma similar

Una tercera suposición básica de la ciencia es que, por regla general, todos los seres humanos perciben los sucesos naturales básicamente de la misma forma y que tales percepciones nos brindan información confiable acerca del mundo que nos rodea. Hasta cierto punto, la percepción común es una peculiaridad de la ciencia. Los sistemas de valores, como los que intervienen en la apreciación del arte, la poesía y la música, no suponen una percepción común. Quizá percibamos los colores y las formas de una pintura de manera similar (el aspecto científico del arte); pero no percibiríamos de forma idéntica el valor estético de la pintura (el aspecto humanista del arte; **FIGURA 1-3**). Los valores también difieren entre los individuos, a menudo como resultado de su cultura o de sus creencias religiosas. Como los sistemas de valores son subjetivos, no objetivos ni medibles, la ciencia no puede resolver ciertos tipos de problemas filosóficos o morales, como la moralidad en el caso del aborto.

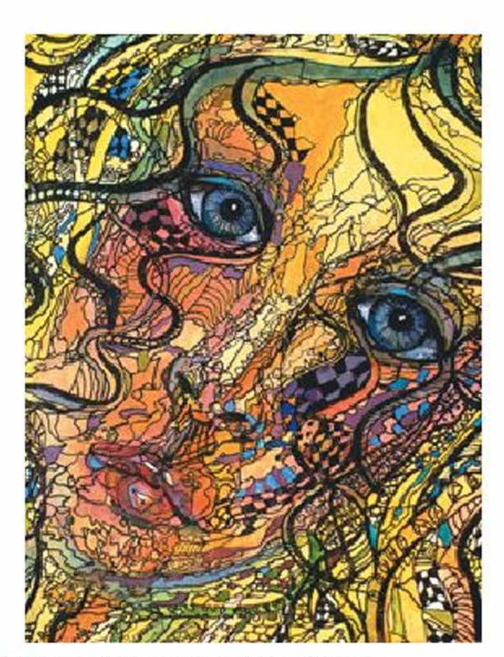


FIGURA 1-3 Los sistemas de valores difieren
Aunque por lo general las personas están de acuerdo acerca de los colores y las formas de esta obra de arte, preguntas como "¿qué significa?" o "¿es hermosa?" tendrían diferentes respuestas de observadores distintos.

El método científico es la base de la investigación científica

Considerando tales suposiciones, ¿cómo estudian los biólogos el funcionamiento de la vida? La investigación científica es un método riguroso para efectuar observaciones de fenómenos específicos y buscar el orden subyacente a dichos fenómenos. Por lo general, la biología y las demás ciencias utilizan el **método científico**, el cual consiste en seis operaciones interrelacionadas: *observación*, *pregunta de investigación*, *hipótesis*, *predicción*, *experimento* y *conclusión* (**FIGURA 1-4a**). Toda la investigación científica inicia con la **observación** de algún fenómeno específico. La observación, a la vez, lleva a **preguntas** del tipo "¿cómo sucedió esto?". Luego, por un destello de perspicacia, o más comúnmente después de largo e intenso razonamiento, se formula una **hipótesis**, que es una suposición basada en observaciones previas, que se ofrece como respuesta a la pregunta y como explicación natural del fenómeno observado. Para ser útil, la hipótesis debe conducir a una **predicción**, que por lo general se expresa como un enunciado de la forma "Si... entonces". La predicción es susceptible de probarse con observaciones cuidadosamente controladas llamadas **experimentos**. Tales experimentos producen resultados que apoyan o refutan la hipótesis, lo cual permite que los científicos obtengan una **conclusión** acerca de la validez de la hipótesis. Un solo experimento nunca es una base suficiente para llegar a una conclusión: los resultados deben ser reproducibles o replicables, no sólo por el investigador original, sino también por otros investigadores.

Los experimentos simples prueban la afirmación de que un solo factor, o **variable**, es la causa de una sola observación. Para tener validez científica, el experimento debe descartar otras posibles variables como la causa de la observación. Por ello, los científicos diseñan **controles** en sus experimentos. En los controles, todas las variables que no se someten a prueba permanecen constantes. Luego, los controles se comparan con la situación experimental, donde sólo cambia la variable que se está probando. En el siglo XVII, Francesco Redi empleó el método científico para probar la hipótesis de que las moscas no surgen de forma espontánea a partir de la carne en descomposición, método que aún se usa en la actualidad, como ilustra el experimento de Malte Andersson, para probar la hipótesis de que las hembras de las aves llamadas viudas del paraíso preferían aparearse con machos de colas largas (véase "Investigación científica: Experimentos controlados, antes y ahora").

Quizá tú utilizas alguna variación del método científico para resolver problemas cotidianos (**FIGURA 1-4b**). Por ejemplo, cuando se te hace tarde para llegar a una cita importante, subes de prisa al automóvil, giras la llave de encendido y haces la *observación* de que no quiere arrancar. Tú *pregunta* es ¿por qué no quiere arrancar?, la cual de inmediato te conduce a una *hipótesis*: la batería está descargada. Tu hipótesis te lleva

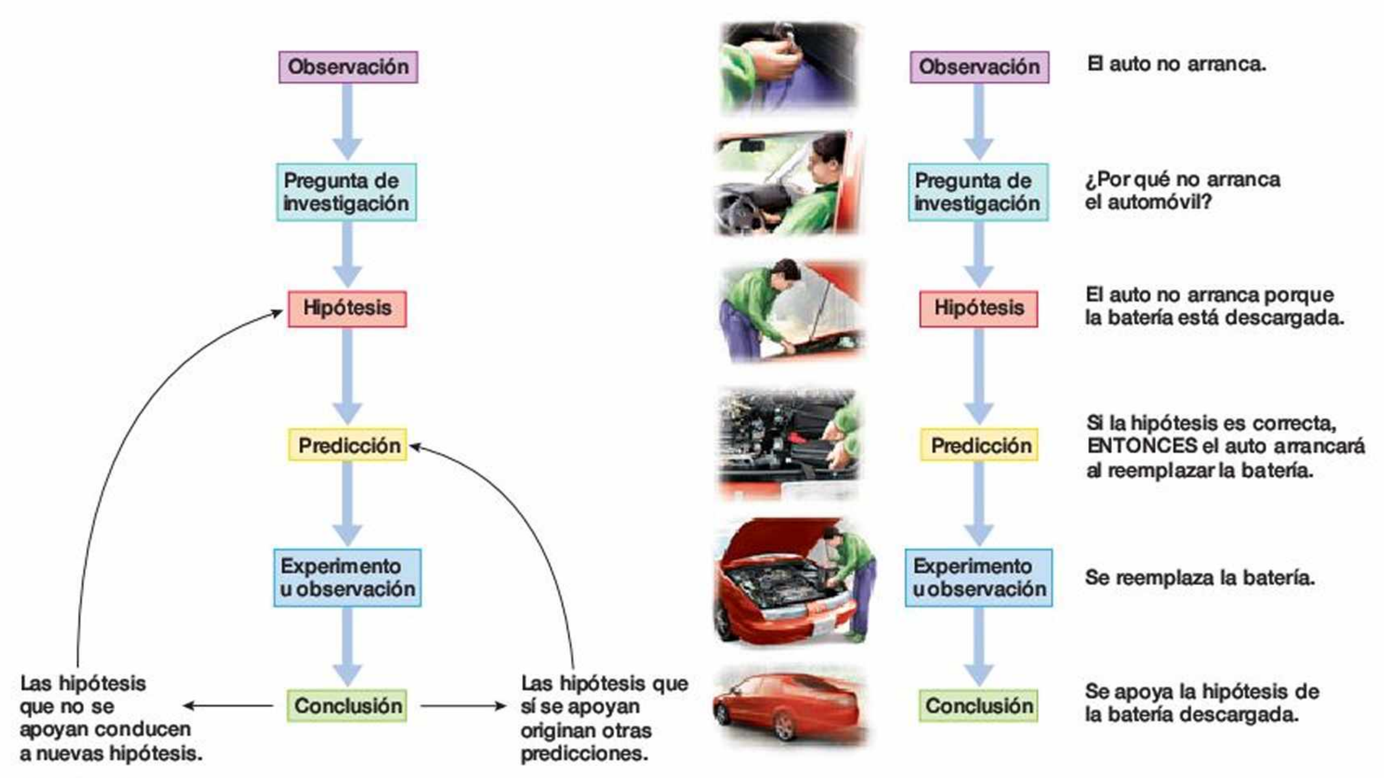


FIGURA 1-4 El método científico
a) El proceso general. **b)** Un ejemplo de la vida cotidiana.

a una *predicción:* si la batería está descargada, entonces una batería nueva te permitirá encender el motor. Rápidamente, diseñas un *experimento*: reemplazas la batería por la del auto nuevo de tu compañero de habitación e intentas arrancarlo de nuevo. El resultado apoya tu hipótesis, porque el automóvil enciende de inmediato. Pero, ¡un momento! No incluiste controles para algunas variables. Tal vez el cable de la batería estaba flojo y lo único que hacía falta era apretarlo. Al darte cuenta de que necesitas un buen *control*, vuelves a instalar tu vieja batería, asegurándote de que los cables estén bien apretados, y tratas de arrancar el auto otra vez. Si una y otra vez el automóvil se niega a arrancar con la batería vieja y los cables bien apretados, pero arranca de inmediato con la batería nueva de tu compañero, aislaste una sola *variable*, la batería. Así, aunque quizá sea muy tarde para tu cita, seguramente podrás obtener la *conclusión* de que tu batería vieja estaba descargada.

El método científico es poderoso, pero es importante reconocer sus limitaciones. En particular, los científicos pocas veces pueden tener la certeza de que han controlado *todas* las variables, además de la que tratan de estudiar. Por lo tanto, las conclusiones científicas siempre deben permanecer como tentativas y estar sujetas a revisión, si nuevas observaciones o experimentos así lo exigen.

La comunicación es esencial para la ciencia

Un último elemento importante para la ciencia es la *comunicación.* No importa qué tan bien diseñado esté un experimento, resultará infructuoso si no se comunica minuciosa y exactamente. En la actualidad, el diseño experimental y las conclusiones de Redi sobreviven sólo porque registró cuidadosamente sus métodos y observaciones. Si los experimentos no se dieran a conocer a otros científicos con los suficientes detalles como para que puedan repetirse, no sería posible verificar las conclusiones. Sin verificación, los resultados científicos no pueden utilizarse con seguridad como la base de nuevas hipótesis y experimentos adicionales.

Un aspecto fascinante de la investigación científica es que cuando un científico obtiene una conclusión, ésta de inmediato origina más preguntas que conducen a otras hipótesis y a más experimentos (¿por qué se descargó tu batería?). La ciencia es una búsqueda interminable de conocimientos.

La ciencia es un esfuerzo humano

Los científicos son personas comunes. Los impulsan los mismos intereses, ambiciones, logros y temores que a otros individuos, y a veces cometen errores. Como veremos en el capítulo 9, la ambición jugó un papel importante en el descubrimiento de la estructura del DNA realizado por James Watson y Francis Crick. Los accidentes, las conjeturas afortunadas, las controversias con científicos rivales y, desde luego, las facultades intelectuales de algunos investigadores hacen grandes aportaciones a los avances científicos. Para ilustrar lo que podríamos llamar "ciencia verdadera", consideremos un caso real.

Cuando los microbiólogos estudian bacterias utilizan *cultivos* puros, es decir, recipientes con bacterias que no estén contaminados por otras bacterias o mohos. Sólo si estudian un único tipo a la vez podrán conocer las propiedades de esa bacteria específica. Así, al primer indicio de contaminación, normalmente se desechan los cultivos, casi siempre farfullando por la técnica descuidada. Sin embargo, en una de esas ocasiones, a finales de la década de 1920, el bacteriólogo escocés

Experimentos controlados, antes y ahora

Un experimento clásico realizado por el médico italiano Francesco Redi (1621-1697) demuestra bellamente el método científico y ayuda a ilustrar el principio de causalidad natural y también constituye la base de la ciencia moderna. Redi investigó por qué los gusanos (que son las larvas de las moscas) aparecen en la carne en descomposición. En la época de Redi, el hecho de que se formaran gusanos en la carne se consideraba prueba de la *generación espontánea*, es decir, la producción de seres vivos a partir de la materia inerte.

Redi *observó* que las moscas pululaban cerca de la carne fresca y que los gusanos aparecían en la carne que se dejaba a la intemperie unos cuantos días. Formuló una *hipótesis* demostrable: Las moscas producen los gusanos. En su *experimento*, Redi intentó probar sólo una variable: el acceso de las moscas a la carne. Así que *tomó* dos frascos transparentes y colocó dentro de ellos trozos de carne semejantes. Dejó un frasco abierto (el frasco *de control*) y cubrió el otro con una gasa para mantener afuera a las moscas (el frasco *experimental*). Se esforzó lo mejor que pudo para mantener constantes las demás variables (por ejemplo, el tipo de frasco, el tipo de carne y la temperatura). Después de unos cuantos días, observó gusanos en el frasco que estaba abierto; pero no notó ninguno en la carne del frasco cubierto. Redi *concluyó* que su hipótesis era correcta y que los gusanos eran producidos por las moscas, no por la carne (**FIGURA E1-1**). Sólo mediante experimentos controlados fue posible descartar la duradera hipótesis de la generación espontánea.

En la actualidad, más de 300 años después del experimento de Redi, los científicos emplean el mismo enfoque para diseñar sus experimentos. Piensa en el experimento que diseñó Malte Andersson para investigar las colas largas de las aves llamadas viudas del paraíso. Andersson *observó* que las viudas del paraíso machos, y no las hembras, tenían colas extravagantemente largas, las cuales despliegan mientras vuelan por las praderas africanas (**FIGURA E1-2**). Esta observación llevó a Andersson a plantear la *pregunta de investigación*: ¿Por qué sólo los machos tienen colas tan largas? Su *hipótesis* fue que los machos tienen colas largas porque las hembras prefieren aparearse con machos de colas largas, los cuales, desde luego, tienen mayor descendencia que los machos de cola más corta. Con base en esa hipótesis, Andersson *predijo* que si su hipótesis era verdadera, entonces más hembras construirían nidos en los territorios de los machos con colas artificialmente alargadas, que las que construirían los nidos en los territorios de los machos con la cola artificialmente recortada. Después, atrapó algunos machos y les recortó sus colas hasta aproximadamente la mitad de su longitud original y luego los soltó (grupo *experimental* 1). Otro grupo de machos tenían pegadas las plumas de las colas que se quitaron a los machos del primer grupo (grupo *experimental 2*). Por último, Andersson tuvo dos grupos de *control*: a uno se le cortó la cola y luego se le volvió a poner (para contro-

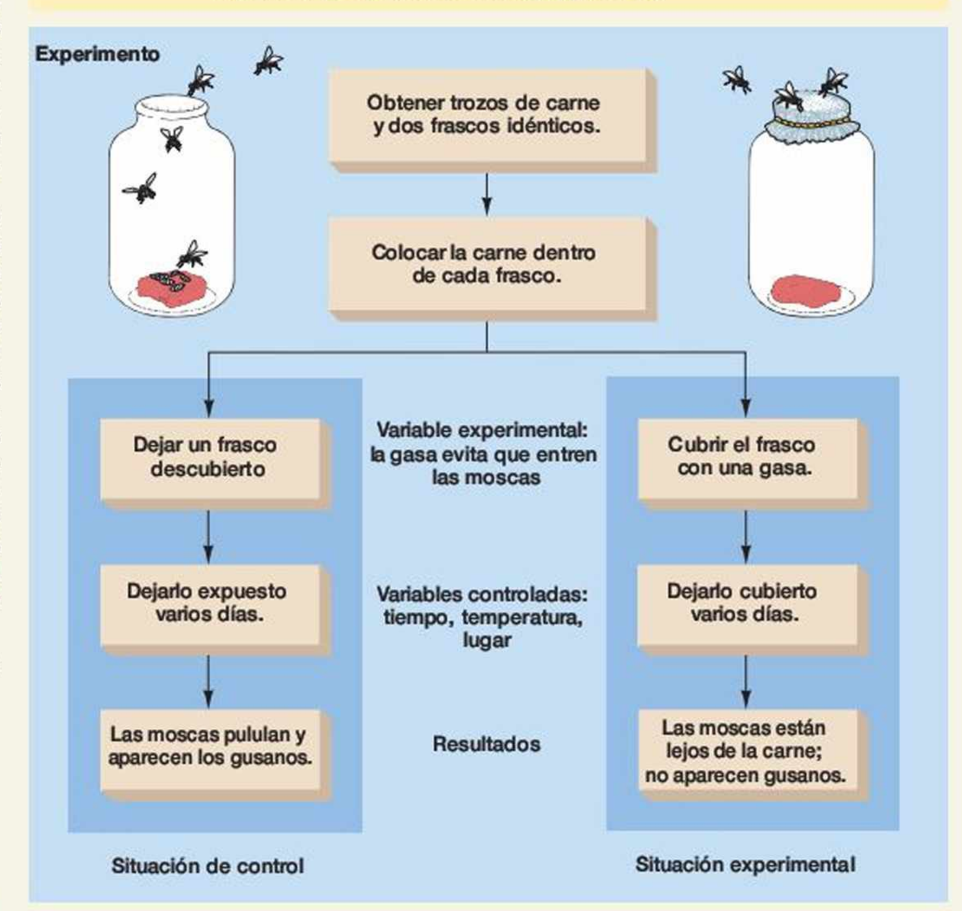


FIGURA E1-1 Los experimentos de Francesco Redi
PREGUNTA: El experimento de Redi descartó la generación espontánea; pero, ¿demuestra de manera concluyente que las moscas producen los gusanos? ¿Qué clase de experimento de seguimiento sería necesario para determinar mejor el origen de los gusanos?

lar el efecto de atrapar a las aves y manipular sus plumas); en el otro, los animales fueron simplemente atrapados y liberados. El investigador hizo lo posible para asegurarse de que la longitud de las colas fuera la única variable modificada. Después de unos cuantos días, Andersson contó el número de nidos que las hembras habían construido en cada uno de los territorios de los machos. Encontró que los machos con colas alargadas tenían más nidos en sus territorios, los machos con colas recortadas tenían menos y los machos de control (con las colas de tamaño normal) tenían un número intermedio de nidos (**FIGURA E1-3**). Andersson *concluyó* que su hipótesis era correcta y que las viudas del paraíso hembras preferían aparearse con machos de cola larga.



FIGURA E1-2 Viuda del paraíso macho

Observación: Las viudas del paraíso machos tienen colas extremadamente largas.

Pregunta de investigación: ¿Por qué los machos, y no las hembras, tienen colas tan largas?

Hipótesis: Los machos tienen colas largas porque las hembras prefieren aparearse con machos de cola larga.

Predicción: Si las hembras prefieren a los machos de cola larga, los machos con la cola artificialmente alargada atraerán más hembras.

Experimento

Dividir a los machos en cuatro grupos.

Manipular las colas de los machos.

Grupos de control			Grupos experimentales	
No modificar la cola.	Cortar y volver a insertar la cola.	Variable experimental: longitud de la cola	Cortar la cola a la mitad de su longitud original.	Añadir plumas para aumentar al doble la longitud de la cola.
Soltar a los machos, esperar una semana y contar los nidos.	Soltar a los machos, esperar una semana y contar los nidos.	Variables controladas: lugar, estación, tiempo, clima	Soltar a los machos, esperar una semana y contar los nidos.	Soltar a los machos, esperar una semana y contar los nidos.
Aproximadamente un nido en promedio por macho.	Aproximadamente un nido en promedio por macho.	Resultados	Aproximadamente medio nido en promedio por macho.	Aproximadamente dos nidos en promedio por macho.

Conclusión: Se apoya la hipótesis de que las viudas del paraíso prefieren aparearse con machos de cola larga (y evitan el apareamiento con machos de cola corta).

FIGURA E1-3 Los experimentos de Malte Andersson

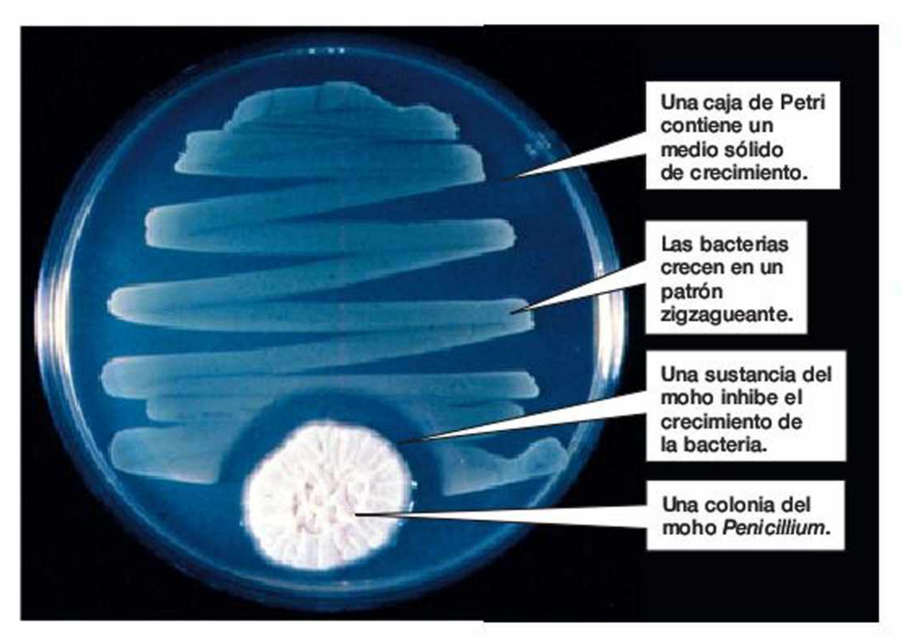


FIGURA 1-5 La penicilina mata bacterias Una colonia blanca difusa del moho *Penicillium* inhibe el crecimiento de la colonia de la bacteria causante de la enfermedad *Staphlococcus aureus*, que se untó en forma de zigzag en este recipiente con un medio de crecimiento gelatinoso. Tanto el molde como las bacterias son visibles sólo cuando crecen a altas densidades, como en las colonias que se observan aquí. **PREGUNTA:** ¿Por qué algunos mohos producen sustancias que son tóxicas para las bacterias?

Alexander Fleming convirtió un cultivo contaminado en uno de los más grandes avances médicos de la historia.

Uno de los cultivos bacterianos de Fleming se contaminó con una mancha de un moho llamado *Penicillium*. Antes de tirar el recipiente del cultivo, Fleming observó que cerca del moho no crecían bacterias (**FIGURA 1-5**). ¿Por qué no? Fleming estableció la hipótesis de que el *Penicillium* libera una sustancia que acaba con las bacterias que crecen cerca de él. Para probar tal hipótesis, Fleming cultivó algo de *Penicillium* puro en un caldo nutritivo líquido. Luego quitó el moho *Penicillium* filtrando el caldo y aplicó el líquido donde se había reproducido el moho a un cultivo bacteriano no contaminado. En efecto, algo en el líquido mataba las bacterias. Investigaciones posteriores de tales extractos de mohos llevaron a la producción del primer *antibiótico*: la penicilina, que es una sustancia que acaba con las bacterias y que, desde entonces, ha salvado millones de vidas. Los experimentos de Fleming son un ejemplo clásico del uso de la metodología científica. Partieron de una observación que originó una hipótesis, seguida de pruebas experimentales de la hipótesis que, a final de cuentas, llevaron a una conclusión. No obstante, el método científico por sí solo habría sido inútil sin la afortunada combinación de un accidente y una mente científica brillante. Si Fleming hubiera sido un microbiólogo "perfecto", no habría tenido cultivos contaminados. Si hubiera sido menos observador, la contaminación sólo habría sido otro recipiente de cultivo echado a perder. En cambio, fue el principio de la terapia con antibióticos para combatir enfermedades bacterianas. Como señaló el microbiólogo francés Louis Pasteur: "La casualidad favorece a las mentes preparadas".

Las teorías científicas se han probado una y otra vez

Los científicos dan a la palabra *teoría* un significado distinto al del uso cotidiano. Si el doctor Watson preguntara a Sherlock Holmes: "¿Tiene usted alguna teoría respecto de quién cometió este crimen?", en términos científicos estaría pidiendo a Holmes una hipótesis, es decir, una "conjetura informada" basada en evidencia observable o en pistas. Una **teoría científica** es mucho más general y confiable que una hipótesis. Lejos de ser una conjetura informada, una teoría científica es una explicación general de fenómenos naturales importantes, desarrollada a través de observaciones extensas y reproducibles. Es más parecida a un *principio* o una *ley natural*. Por ejemplo, teorías científicas como la teoría atómica (de que toda la materia se compone de átomos) y la teoría de la gravitación (de que los objetos se atraen mutuamente) son fundamentales para la ciencia de la física. Asimismo, la *teoría celular* (de que todos los seres vivos se componen de células) y la *teoría de la evolución* son fundamentales para el estudio de la biología. Los científicos describen los principios fundamentales como "teorías" en vez de como "hechos", porque una premisa básica de la investigación científica es que se debe realizar con la mente abierta. Si surgen evidencias convincentes, la teoría se modificará.

Un ejemplo moderno de la necesidad de tener la mente abierta ante el hallazgo de nuevas pruebas científicas es el descubrimiento de los *priones*, que son proteínas infecciosas (véase el estudio de caso del capítulo 3). Antes de la década de 1980, todos los agentes de las enfermedades infecciosas conocidas poseían material genético —ya fuera DNA o la molécula relacionada, RNA. Cuando el neurólogo Stanley Prusiner, de la Universidad de California en San Francisco, publicó evidencia en 1982 de que el scrapie o tembladera (una enfermedad infecciosa que provoca la degeneración del cerebro en los bovinos) en realidad es originada y transmitida por una proteína sin material genético, sus hallazgos fueron recibidos con mucha incredulidad. Se descubrió que los priones son los causantes de "la enfermedad de las vacas locas", que mató no sólo a ganado, sino a más de 150 personas que consumieron carne de reses infectadas. Antes del descubrimiento de los priones, el concepto de una proteína infecciosa era desconocido para la ciencia. Sin embargo, al tener la voluntad de modificar las creencias arraigadas para aplicar nueva información, los científicos conservan la integridad del proceso científico, mientras aumentan su conocimiento de las enfermedades. Gracias a su investigación pionera, Stanley Prusiner fue galardonado con el Premio Nobel de Medicina en 1997.

La ciencia se basa en el razonamiento

Las teorías científicas nacen del **razonamiento inductivo**, que es el proceso de hacer una generalización con base en muchas observaciones específicas que la apoyan junto con la ausencia de otras que la contradigan. Dicho en términos sencillos, la

teoría de que la Tierra ejerce fuerzas gravitacionales sobre los objetos nace de observaciones repetidas de los cuerpos que caen hacia la Tierra y de la total carencia de observaciones de objetos que "caigan hacia arriba". Asimismo, la teoría celular surge de la observación de que todos los organismos que tienen los atributos de la vida se componen de una o más células, y de que nada que no esté formado por células posee todos esos atributos.

Una vez que se formula una teoría científica, puede servir para apoyar el razonamiento deductivo. En las ciencias, el **razonamiento deductivo** es el proceso de generar hipótesis acerca del resultado de un experimento o una observación específicos, con base en una generalización bien sustentada, como una teoría científica. Según la teoría celular, por ejemplo, si se halla un organismo nuevo que presente todos los atributos de la vida, los científicos pueden conjeturar o deducir con certeza que estará compuesto por células. Desde luego, hay que someter al nuevo organismo a un examen microscópico cuidadoso para detectar su estructura celular: si aparecen pruebas convincentes, una teoría puede modificarse.

Las teorías científicas se establecen de manera que potencialmente puedan refutarse

Una diferencia fundamental entre una teoría científica y una creencia basada en la fe es que la primera puede *refutarse*, mientras que la segunda no puede hacerlo. El potencial que debe refutarse es por qué los científicos continúan refiriéndose a los preceptos básicos de la ciencia como "teorías". Por ejemplo, veamos la existencia de los elfos. El enfoque científico en cuanto a los elfos es que no hay pruebas sólidas que demuestren su existencia y que, por lo tanto, no existen. La gente que tiene fe en la existencia de los elfos podría describirlos como seres tan discretos que es imposible atraparlos, observarlos o incluso detectarlos. En cambio, tales personas dirían que los elfos se manifiestan sólo ante quienes creen en ellos. La teoría científica de que los elfos no existen fácilmente podría refutarse si alguien atrapara a uno u ofreciera alguna otra evidencia comprobable y objetiva de su existencia. En contraste, las afirmaciones basadas en la fe de que los elfos existen, así como otras suposiciones fundamentadas en la creación divina, se establecen de manera que nunca puedan refutarse. Por tal razón, los artículos de fe están más allá del alcance de la ciencia.

1.2 EVOLUCIÓN: LA TEORÍA UNIFICADORA DE LA BIOLOGÍA

En palabras del biólogo Theodosius Dobzhansky: "Nada tiene sentido en biología, si no es a la luz de la evolución". ¿Por qué las serpientes no tienen patas? ¿Por qué hay fósiles de dinosaurios, pero no dinosaurios vivos? ¿Por qué los monos se parecen tanto a nosotros, no sólo en su apariencia, sino también en la estructura de sus genes y proteínas? Las respuestas a estas preguntas, y miles más, están en los procesos de la evolución (que estudiaremos con detalle en la Unidad Tres). La evolución es tan esencial para comprender y aplicar la biología que presentamos sus principios fundamentales en nuestro capítulo inicial.

La evolución no sólo explica el origen de diversas formas de vida, también da cuenta de las principales semejanzas entre las diferentes formas de vida. Desde que, a mediados del siglo XIX, dos naturalistas ingleses, Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, formularon la teoría de la evolución, ésta ha sido apoyada por el hallazgo de fósiles, los estudios geológicos, el fechado radiactivo de rocas, la genética, la biología molecular, la bioquímica y los experimentos de crianza animal. Quienes consideran la evolución como "una mera teoría" tienen una idea totalmente equivocada de lo que significa *teoría* para los científicos.

Tres procesos naturales sustentan la evolución

La teoría científica de la **evolución** afirma que los organismos modernos descendieron, con ciertas modificaciones, de formas de vida preexistentes. La fuerza más importante en la evolución es la **selección natural**, es decir, el proceso mediante el cual organismos con características específicas que les ayudan a enfrentar los rigores de su ambiente sobreviven y se reproducen con mayor éxito que otros que no tienen esas características. Los cambios que ocurren durante la evolución son resultado de la selección natural que actúa sobre las variaciones heredadas que suceden entre los individuos de una población, lo cual origina cambios en la población de una generación a otra. La variación sobre la cual actúa la selección natural es un resultado de pequeñas diferencias en la composición genética de los individuos dentro de la población.

La evolución es consecuencia de tres procesos naturales: *variación genética* entre miembros de una población debida a diferencias en su DNA, *herencia* de esas modificaciones a la descendencia de individuos que son portadores de la variación y *selección natural*, es decir, la reproducción favorecida de organismos con variaciones que les ayudan a enfrentar su ambiente.

La variabilidad genética entre los organismos se hereda

Examina a tus compañeros de clase y observa qué tan diferentes son, o ve a una clínica veterinaria y fíjate en las diferencias entre los perros en cuanto a tamaño, forma y color del pelo. Aunque parte de esta variación (en especial entre tus compañeros de clase) se debe a diferencias en el ambiente y el estilo de vida, la influencia principal son los genes. Casi todos nosotros, por ejemplo, seríamos capaces de levantar pesas durante el resto de nuestra vida y nunca desarrollaríamos una musculatura como la de "Mister Universo".

Pero, ¿qué son los genes? La información hereditaria de todas las formas de vida conocidas está contenida dentro de un tipo de molécula llamada **ácido desoxirribonucleico** o **DNA** (FIGURA 1-6). El DNA de un organismo está contenido en los **cromosomas** de cada célula y es el proyecto genético o el manual de instrucciones molecular de la célula, es decir, es la guía para la construcción y el funcionamiento de su cuerpo. Los genes son segmentos de la molécula de DNA. Cada uno de los genes dirige la formación de uno de los componentes moleculares fundamentales del cuerpo del organismo. Cuando se reproduce un organismo, pasa una copia de sus cromosomas con DNA a su progenie.

La exactitud del proceso de copiado del DNA es asombrosamente alta: en los seres humanos ocurren sólo 25 errores, llamados **mutaciones**, por cada mil millones de bits de la información que se copia.

Las mutaciones también ocurren por daños al DNA causados, por ejemplo, por exposición a la luz ultravioleta, a partícu-

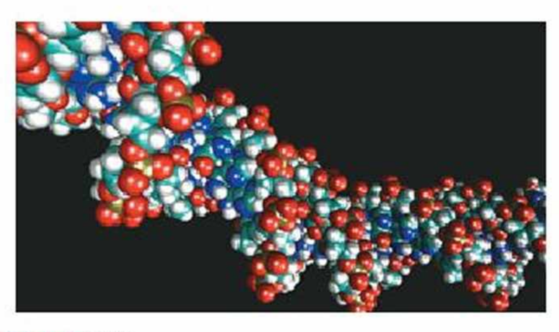


FIGURA 1-6 DNA
Un modelo generado por computadora del DNA, la molécula de la herencia. Como señaló su descubridor James Watson, "una estructura así de maravillosa simplemente tiene que existir".

las radiactivas o a sustancias químicas tóxicas como las del humo del cigarrillo. Tales errores ocasionales alteran la información genética o los grupos de genes dentro de los cromosomas. La mayoría de las mutaciones no tienen efecto alguno o son inocuas. Por ejemplo, las mutaciones en las células de la piel causadas por demasiada exposición a la luz ultravioleta pueden ocasionar cáncer en la piel. Las mutaciones causadas en las células de los pulmones por las sustancias tóxicas del humo del cigarrillo pueden provocar cáncer pulmonar. No obstante, en muy raras ocasiones, sucederá una mutación cuando se forman un espermatozoide o un óvulo, lo cual permite que se transmita a la progenie del organismo. Como resultado, cada célula del cuerpo del nuevo individuo llevará esta *mutación hereditaria*, que podría afectar de forma negativa el desarrollo del nuevo organismo; en tanto que otros cambios en el material genético provocarían enfermedades como el síndrome Down. Incluso otras mutaciones, muchas de las cuales se presentaron hace millones de años y se han transmitido de padres a hijos a través de incontables generaciones, provocan diferencias en altura, proporción corporal, rasgos faciales, y color de piel, cabello y ojos.

La selección natural tiende a preservar los genes que ayudan a un organismo a sobrevivir y a reproducirse

En promedio, los organismos que mejor enfrentan los desafíos de su ambiente son los que dejan más progenie. Los descendientes heredan los genes que permitieron tener éxito a sus progenitores. Así, la selección natural preserva los genes que ayudan a los organismos a desarrollarse en su ambiente. Por ejemplo, un gen mutado que transmite información para que los castores tengan dientes más grandes permitió que aquellos que presentaban esa mutación cortaran mejor los árboles, construyeran diques y refugios más grandes y comieran más corteza que los castores "ordinarios". Puesto que esos castores con dientes más grandes obtendrían más alimentos y mejor abrigo que sus parientes de dientes más pequeños, probablemente criarían más hijos, los cuales heredarían de los padres los genes para dientes grandes. Con el paso del tiempo, los castores de dientes más pequeños, menos exitosos, serían cada vez más escasos. Y después de muchas generaciones, todos los castores tendrían dientes grandes.

Las estructuras, los procesos fisiológicos o las conductas que ayudan a la supervivencia y a la reproducción en un ambiente específico se denominan **adaptaciones**. Casi todas las características que tanto admiramos en otros seres vivos, como las patas largas de los ciervos, las alas majestuosas de las águilas y las columnas poderosas de los troncos de las secuoyas, son adaptaciones moldeadas durante millones de años de mutaciones aleatorias y selección natural.

A lo largo de milenios, la interacción del ambiente, la variación genética y la selección natural han dado como resultado inevitable la evolución: la modificación en las frecuencias genéticas de las poblaciones. Se trata de cambios que han sido documentados muchas veces tanto en laboratorios como en ambientes naturales. Por ejemplo, los antibióticos han actuado como agentes de la selección natural sobre poblaciones de bacterias, provocando la evolución hacia formas de bacterias resistentes a los antibióticos. Las podadoras de césped originaron cambios en la composición genética de poblaciones de dientes de león, al favorecer a aquellos que producen flores con tallos más cortos. Los científicos han explicado el surgimiento espontáneo de especies de plantas totalmente nuevas a causa de mutaciones que alteran el número de cromosomas de aquéllas.

Lo que alguna vez ayudó a sobrevivir a un organismo, más adelante podría convertirse en un impedimento para éste. Si el ambiente cambia, por ejemplo, como sucede con el calentamiento global, la composición genética que mejor adapte a los organismos a su ambiente también cambiará con el paso del tiempo. Cuando nuevas mutaciones aleatorias incrementan la adaptabilidad de un organismo a un ambiente alterado, tales mutaciones se difundirán por toda la población. Las poblaciones de una misma especie que viven en ambientes diferentes estarán sujetas a distintos tipos de selección natural. Si las diferencias son suficientemente considerables y continúan durante el tiempo necesario, a final de cuentas ocasionarían que las poblaciones se volvieran bastante diferentes como para reproducirse entre sí: una nueva especie habrá evolucionado.

Sin embargo, si no ocurren mutaciones favorables, un ambiente que cambie condenaría a algunas especies a la extinción. Los dinosaurios (**FIGURA 1-7**) se extinguieron no porque tuvieran malformaciones (después de todo, dominaron durante 100 millones de años), sino porque no pudieron adaptarse con la suficiente rapidez a las condiciones cambiantes.

Dentro de hábitat específicos, diversos organismos han desarrollado complejas interrelaciones entre sí y con el medio. El término **biodiversidad** abarca la diversidad de las especies y la forma en que éstas interactúan. En décadas recientes, la rapidez del cambio ambiental se ha incrementado significativamente debido a las actividades del ser humano. Muchas especies silvestres son incapaces de adaptarse a cambios tan rápidos. En los hábitat más afectados por el hombre, muchas especies se están acercando hacia la extinción. Este concepto se tratará más a fondo en la sección "Guardián de la Tierra: ¿Por qué debemos conservar la biodiversidad?"

1.3 ¿CUÁLES SON LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS SERES VIVOS?

¿Qué es la vida? Si consultamos la palabra *vida* en un diccionario, encontraríamos definiciones como "la cualidad que distingue a un ser vital y funcional, de un cuerpo inerte"; pero no sabríamos en qué consiste tal "cualidad". La cualidad de la vida surge como resultado de las increíblemente complejas interacciones ordenadas entre moléculas no vivas. ¿Cómo se



FIGURA 1-7 Esqueleto de *Triceratops*
Este *Triceratops* vivió en lo que ahora es el estado de Montana hace aproximadamente 70 millones de años. Nadie sabe con certeza qué provocó la extinción de los dinosaurios; pero sí sabemos que fueron incapaces de desarrollar nuevas adaptaciones para seguir el ritmo de los cambios en su hábitat.

originó la vida? Aunque los científicos tienen varias hipótesis acerca de como surgió por primera vez vida en la Tierra (véase el capítulo 17), no hay teorías científicas que describan el origen de la vida. La vida es una cualidad intangible que desafía una simple definición. No obstante, podemos describir algunas de las características de los seres vivos que, en conjunto, no se encuentran en los objetos inanimados. Si caminas por un lugar al aire libre, verás muchas de tales características (véase "Enlaces con la vida: La vida que nos rodea"):

- Los seres vivos están compuestos de células que tienen una estructura compleja y organizada.
- Los seres vivos responden a los estímulos de su ambiente.
- Los seres vivos mantienen activamente su compleja estructura y su ambiente interno; este proceso se denomina *homeostasis*.
- Los seres vivos obtienen y usan materiales y energía de su ambiente, y los convierten en diferentes formas.
- Los seres vivos crecen.
- Los seres vivos se reproducen utilizando un patrón molecular de DNA.
- Los seres vivos, en general, tienen la capacidad de evolucionar.

Exploremos esas características con mayor profundidad.

Los seres vivos son complejos, están organizados y se componen de células

En el capítulo 4 veremos cómo, a principios del siglo XIX, mientras examinaban seres vivos con microscopios antiguos, los científicos crearon la **teoría celular**, la cual señala que la célula es la unidad básica de la vida. Incluso una sola célula posee una elaborada estructura interna (véase la figura 1-2). Todas las células contienen **genes**, que son unidades de herencia que brindan la información necesaria para controlar la vida de la célula, y algunas, como las eucariotas, tienen **organelos**, es decir, pequeñas estructuras que se especializan en realizar funciones específicas como el movimiento de la célula, la obtención de energía y la síntesis de moléculas grandes. Las células están rodeadas de una delgada capa de **membrana plasmática**, que cubre el **citoplasma** (que incluye los organelos y el medio acuoso que los rodea) y separa la célula del mundo exterior. Algunas formas de vida, casi todas microscópicas, consisten en una sola célula. Tu cuerpo y los cuerpos de los organismos que nos son más familiares están compuestos de muchas células muy bien organizadas para realizar funciones especializadas. La pulga de agua ilustra bellamente la complejidad de una forma de vida multicelular más pequeña que la letra "o" de este libro (**FIGURA 1-8**).

Los seres vivos mantienen condiciones internas relativamente constantes mediante la homeostasis

No es fácil mantener estructuras complejas y bien organizadas. Ya se trate de las moléculas de nuestro cuerpo o de los libros y papeles sobre nuestro escritorio, la organización tiende hacia el caos, si no se utiliza energía para sustentarla. (Estudiaremos dicha tendencia más a fondo en el capítulo 6). Para conservarse vivos y funcionar con eficacia, los organismos deben mantener relativamente constantes las condiciones internas de su cuerpo, que es un proceso denominado **homeostasis** (que se deriva de vocablos griegos que significan "mantenerse igual"). Por ejemplo, los organismos deben regular con precisión la cantidad de agua y sal dentro de sus células. Sus cuerpos también deben mantenerse a temperaturas adecuadas para que ocurran las funciones biológicas. Entre los animales de sangre caliente, los órganos vitales como el cerebro y el corazón se mantienen a una temperatura caliente constante,

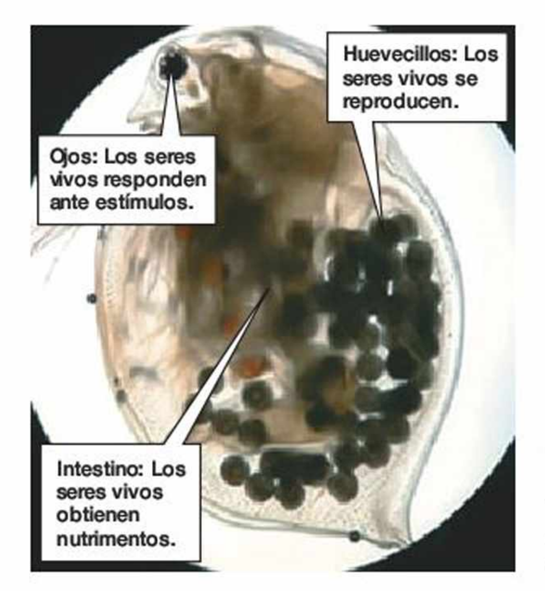


FIGURA 1-8 La vida es compleja y está organizada
La pulga de agua, *Daphnia longispina*, mide sólo 1 mm de largo (0.001 metros); pero tiene patas, boca, tracto digestivo, órganos de reproducción, ojos sensibles a la luz e incluso un cerebro muy impresionante en relación con su tamaño.

¿Por qué debemos preservar la biodiversidad?

"*La pérdida de especies es la insensatez que es menos probable que nuestros descendientes vayan a perdonarnos*".
—E. O. Wilson, profesor de la Universidad de Harvard

¿Qué es la biodiversidad y por qué debemos preocuparnos por conservarla? *Biodiversidad* se refiere a la totalidad de especies en una región específica y es el resultado de la complejidad de las interacciones entre ellas. Durante los 3500 millones de años de existencia de la vida en la Tierra, se calcula que la evolución ha producido entre 8 y 10 millones de especies únicas e insustituibles. De ellas, los científicos han dado nombre a tan sólo cerca de 1.4 millones, de las cuales apenas se ha estudiado una porción mínima. Sin embargo, la evolución no se ha dedicado únicamente a producir millones de especies independientes. A lo largo de milenios, los organismos de una zona determinada han sido moldeados por las fuerzas de la selección natural ejercidas por otras especies vivas y por el ambiente inanimado donde viven. El resultado ha sido una comunidad, es decir, la muy compleja trama de formas de vida interdependientes, cuyas interacciones las preservan mutuamente. Al participar en el ciclo natural del agua, el oxígeno y los nutrimentos, así como al producir suelos fértiles y purificar los desechos, esas comunidades contribuyen también al mantenimiento de la vida humana. El concepto de biodiversidad ha surgido como resultado de nuestra creciente preocupación por la pérdida de incontables formas de vida y del hábitat que les da sustento.

Los trópicos albergan a la gran mayoría de todas las especies del planeta: tal vez de 7 a 8 millones de ellas, las cuales viven en comunidades complejas. La rápida destrucción del hábitat en los trópicos —desde las selvas tropicales hasta los arrecifes de coral—, como resultado de las actividades humanas, está causando elevadas tasas de extinción en muchas especies (**FIGURA E1-4**). La mayoría de tales especies aún no tiene nombre, en tanto que otras ni siquiera han sido descubiertas. Aparte del aspecto ético de erradicar formas de vida irremplazables, al empujar a organismos desconocidos hacia la extinción, perdemos fuentes potenciales de medicinas, alimentos y materias primas para la industria.

Por ejemplo, se descubrió que un pariente silvestre del maíz, el cual no sólo es muy resistente a las enfermedades, sino que además es *perenne* (es decir, dura más de una temporada de crecimiento), crecía en México únicamente en una parcela de unas 10 hectáreas (25 acres), la cual estaba programada para su corte y quema una semana después del descubrimiento. Algún día los genes de esta planta podrían mejorar la resistencia a las enfermedades del maíz o crear una planta de maíz perenne. El arrayán rosa, una fanerógama que crece en la selva tropical de la isla de Madagascar (frente a la costa oriental de África), produce dos sustancias que se han comercializado ampliamente para el tratamiento de la leucemia y la enfermedad de Hodgkin, un cáncer de los órganos linfáticos. No obstante, tan sólo se ha examinado cerca de 3% de las fanerógamas del planeta en busca de sustancias que ayudarían en la lucha contra el cáncer u otras enfermedades. En nuestro propio continente, los taladores del noroeste de Estados Unidos a menudo cortaban y quemaban el tejo del Pacífico, por considerarlo una "especie nociva", hasta que en su corteza se descubrió la sustancia activa que se utiliza en la producción de Taxol®, un fármaco contra el cáncer.

Además, muchos conservacionistas están preocupados de que conforme se eliminan especies, ya sea localmente o en todo el mundo, cambien las comunidades de las cuales formaban parte, y se vuelvan menos estables y más vulnerables al daño por las enfermedades o por las condiciones ambientales adversas. Algunos resultados de pruebas experimentales sustentan este punto de vista; pero las interacciones dentro de las comunidades son tan complejas que es muy difícil probar tales hipótesis. Es evidente que algunas especies juegan papeles mucho más importantes que otras en la conservación de la estabilidad de algún ecosistema. ¿Qué especies son más esenciales en cada ecosistema? Nadie lo sabe. Las actividades humanas han incrementado la rapidez natural de extinción en un factor de por lo menos 100 y posiblemente hasta 1000 veces la rapidez prehumana. Al reducir la biodiversidad para mantener a números cada vez mayores de seres humanos y al fomentar estilos de vida derrochadores, sin pensarlo hemos iniciado un experimento global no controlado, utilizando la Tierra como laboratorio. En su libro *Extinction* (1981), los ecologistas de Stanford, Paul y Anne Ehrlich, comparan la pérdida de biodiversidad con la eliminación de los remaches de las alas de un avión. Quienes eliminan los remaches siguen suponiendo que hay mucho más remaches de los necesarios, hasta que un día, al despegar, se dan cuenta de su trágico error. Mientras las actividades humanas empujan a las especies hacia la extinción, sin que conozcamos mucho acerca del papel que cada una desempeña en la compleja trama de la vida, corremos el riesgo de "eliminar demasiados remaches".



FIGURA E1-4 Biodiversidad en peligro
La destrucción de las selvas tropicales por la tala indiscriminada amenaza la mayor reserva de diversidad biológica del planeta. Las interrelaciones, como las que se han desarrollado entre esta flor *Heliconia* y el colibrí que la poliniza, o entre una rana y la bromelia donde vive, sustentan estas comunidades tan diversas; no obstante, las actividades humanas hacen que peligren.

aunque la temperatura ambiente fluctúe de manera significativa. La homeostasis se mantiene con una variedad de mecanismos. En el caso de la regulación de la temperatura, tales mecanismos incluyen sudar cuando hace calor o hay actividad física considerable, refrescarse con agua (**FIGURA 1-9**), metabolizar más alimentos cuando hace frío, tomar el sol o ajustar el termostato de una habitación.

Desde luego, no todas las cosas permanecen inmutables durante toda la vida de un organismo. Se presentan cambios importantes, como el crecimiento y la reproducción; sin embargo,

ello no significa que falle la homeostasis. Más bien, son partes específicas, genéticamente programadas, del ciclo vital de ese organismo.

Los seres vivos responden ante estímulos

Para mantenerse con vida, reproducirse y conservar la homeostasis, los organismos deben percibir estímulos de sus ambientes interno y externo, y responder ante ellos. Los animales han desarrollado complejos órganos sensoriales y sistemas musculares que les permiten detectar y responder a la luz, los sonidos, los objetos, las sustancias químicas y muchos otros estímulos que hay a su alrededor. Los estímulos internos se perciben mediante receptores de estiramiento, temperatura, dolor y diversos compuestos químicos. Cuando sientes hambre, por ejemplo, percibes las contracciones del estómago vacío, y el bajo nivel de azúcares y grasas en la sangre. Luego respondes a los estímulos externos eligiendo algo adecuado para comer, como un emparedado en vez de algún platillo. Sin embargo, los animales, con sus complejos sistemas nerviosos y cuerpos móviles, no son los únicos organismos que perciben estímulos y responden a ellos. Las plantas junto a una ventana crecen hacia la luz e incluso las bacterias de nuestro intestino producen un conjunto diferente de enzimas digestivas dependiendo de si bebemos leche, comemos un dulce o ingerimos ambos.



FIGURA 1-9 Los seres vivos mantienen la homeostasis El enfriamiento por evaporación del agua, tanto del sudor como de la botella, ayuda al ciclista Lance Armstrong (siete veces ganador del Tour de Francia) a mantener la homeostasis de la temperatura corporal. **PREGUNTA: Además de reducir la temperatura corporal, ¿de qué otra forma la sudoración afecta la homeostasis?**

Los seres vivos obtienen y usan materiales y energía

Los organismos necesitan materiales y energía para mantener su elevado nivel de complejidad y organización, tanto como la homeostasis, y para crecer y reproducirse (véase la figura 1-8). Los organismos adquieren los materiales que necesitan, llamados **nutrimentos**, del aire, el agua o el suelo, o incluso de otros seres vivos. Los nutrimentos incluyen minerales, oxígeno, agua y demás sustancias químicas que construyen los bloques de las moléculas biológicas. Estos materiales se extraen del ambiente, donde se reciclan continuamente entre los seres vivos y sus entornos inanimados (**FIGURA 1-10**).

Para mantener su vida, los organismos deben obtener **energía**, que es la capacidad para realizar trabajo, lo cual incluye efectuar reacciones químicas, producir hojas en primavera o contraer un músculo. A final de cuentas, la energía que sustenta casi la totalidad de la vida proviene de la luz solar. Las plantas y algunos organismos unicelulares captan directamente la energía de la luz solar y la almacenan en moléculas muy energéticas, como los azúcares, mediante un proceso llamado **fotosíntesis.** Tales organismos se denominan **autótrofos**, es decir, que se "autoalimentan". En cambio, los organismos que no pueden realizar la fotosíntesis, como los animales y los hongos, deben obtener energía ya almacenada en las moléculas de los cuerpos de otros organismos; por ello, se les llama **heterótrofos**, lo que quiere decir que "se alimentan de otros". De esta manera, la energía proveniente del Sol fluye en un sentido hacia casi todas las formas de vida y al final se libera en forma de calor, el cual ya no se utiliza para impulsar la vida (véase la figura 1-10).

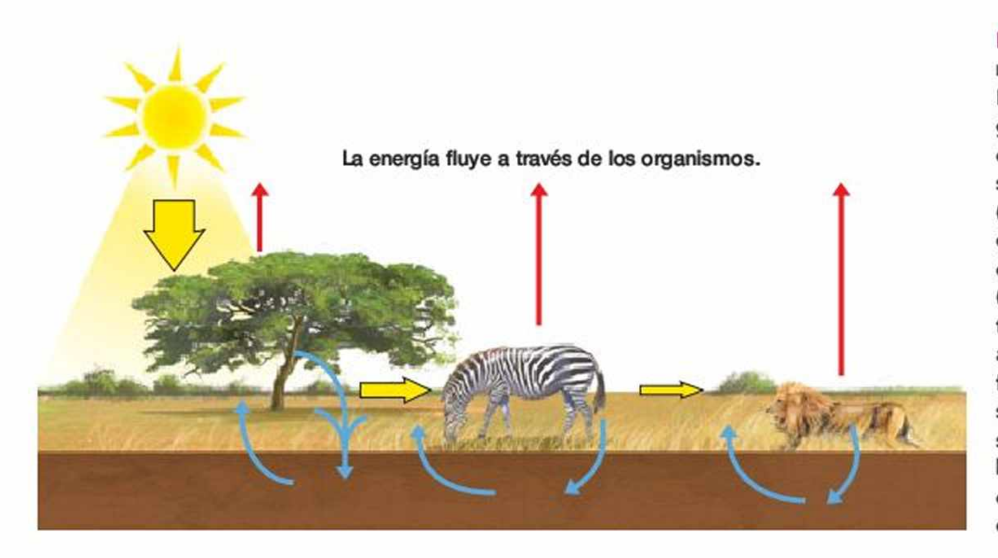


FIGURA 1-10 El flujo de energía y el reciclaje de los nutrimentos Los nutrimentos se reciclan entre los organismos y su ambiente inanimado. En cambio, la energía se adquiere de la luz solar y se transfiere a los heterótrofos (flechas amarillas) y se pierde como calor (flechas rojas) en un flujo unidireccional. Los organismos fotosintéticos (autótrofos) captan energía solar, y obtienen nutrimentos del suelo y del agua. Otras formas de vida (heterótrofas) obtienen su energía y la mayoría de sus nutrimentos de los autótrofos, ya sea directamente (en el caso de los herbívoros) o indirectamente al consumir a otros heterótrofos (en el caso de los carnívoros).

ENLACES CON LA VIDA La vida que nos rodea

La próxima vez que camines por las instalaciones de tu escuela, fíjate en la asombrosa variedad de seres vivos que hay en un entorno tan familiar como un recinto académico. En las estaciones propias, sin lugar a dudas pasarás junto a múltiples flores, y podrás ver a las abejas o a las mariposas que revolotean entre sí y recogen el dulce néctar que les da energía para volar.

Cuando observes la vida, piensa en el "porqué" detrás de lo que ves. El color verde de las plantas se debe a una sola molécula: la clorofila, que absorbe longitudes de onda específicas de la energía solar y las utiliza para impulsar la vida de la planta y sintetizar los azúcares del néctar recogido por las abejas y las mariposas. Las flores vistosas evolucionaron para atraer a los insectos a su néctar rico en energía. ¿Por qué? Si observas cuidadosamente a una abeja, verás el polen amarillo adherido a sus patas o al vello que cubre su cuerpo. Las plantas "utilizan" a los insectos para fertilizarse entre sí y ambos se benefician. El azúcar del néctar se acumula mediante reacciones químicas que combinan dióxido de carbono y agua, liberando oxígeno como producto residual. De manera que cuando exhalas aire rico en dióxido de carbono, con el "gas residual" estás "alimentando" las plantas. Por el contrario, con cada respiración inhalas el "gas residual" que sustenta la vida proveniente de las plantas que te rodean: el oxígeno. A donde quiera que mires, si observas de la forma correcta verás pruebas de la interdependencia de los seres vivos, y nunca dudarás de cómo funciona la vida en la Tierra.

Los seres vivos crecen

En algún punto de su ciclo vital, todo organismo se vuelve más grande, es decir, *crece*. Aunque esta característica es evidente en la mayoría de las plantas y los animales, incluso las bacterias unicelulares crecen hasta casi el doble de su tamaño original antes de dividirse. En todos los casos, el crecimiento implica la conversión de materiales obtenidos del ambiente para formar las moléculas específicas del organismo.

Los seres vivos se reproducen

Los organismos se reproducen, dando origen a descendientes del mismo tipo y permitiendo la continuidad de la vida. Los procesos para que ello ocurra varían, pero el resultado es el mismo: la perpetuación de los genes de los progenitores.

En conjunto, los seres vivos poseen la capacidad de evolucionar

Las poblaciones de organismos evolucionan en respuesta a un ambiente cambiante. Aunque la composición genética de un solo organismo esencialmente no cambia durante su periodo de vida, la composición genética de una población sí cambia conforme pasan las generaciones como resultado de la selección natural.

1.4 ¿CÓMO CLASIFICAN LOS CIENTÍFICOS EN CATEGORÍAS LA DIVERSIDAD DE LOS SERES VIVOS?

Aunque todos los seres vivos tienen las características generales que hemos visto, la evolución ha producido una sorprendente variedad de formas de vida. Los organismos pueden agruparse en tres categorías principales, llamadas **dominios:** Bacteria, Archaea y Eukarya. Esta clasificación refleja diferencias fundamentales entre los tipos de células que componen a dichos organismos. Los miembros de los dominios Bacteria y Archaea normalmente consisten en células individuales simples. Los miembros del dominio Eukarya están formados por una o más células altamente complejas, y se subdividen en tres **reinos:** Fungi, Plantae y Animalia, así como una colección diversa principalmente de organismos unicelulares llamados colectivamente "protistas" (**FIGURA 11-1**). Hay excepciones a cualquier conjunto básico de criterios empleados para caracterizar los dominios y los reinos; no obstante, tres características son especialmente útiles: tipo de célula, número de células en cada organismo y forma de obtención de energía (**tabla 1-1**).

A la vez, los diferentes reinos tienen las categorías *filum*, clase, orden, familia, género y especie. Esta agrupación forma una jerarquía donde cada categoría incluye a las otras. En la categoría final, la especie, todos sus miembros son tan semejantes que pueden reproducirse entre sí. Los biólogos utilizan el concepto **sistema binomial** para referirse a una especie. Como indica la palabra *binomial*, a cada tipo de organismo se asigna un nombre científico que consiste en dos partes: género y especie. El nombre del género va siempre en mayúscula inicial, y el de la especie, no. Ambos deben ir en cursivas. Así, *Daphnia longispina*, la pulga de agua de la **FIGURA 1-8**, está en el género *Daphnia* (que incluye a muchas otras "pulgas de agua") y la especie *longispina* (que se refiere a púa larga que sobresale de su parte trasera). Los seres humanos se clasifican como *Homo sapiens*, y somos los únicos miembros de este género y de esta especie. El sistema binomial para dar nombre a los organismos permite a los científicos de todo el mundo comunicarse con mucha precisión en cuanto a cualquier organismo. En los siguientes párrafos veremos una breve introducción a los dominios y los reinos de la vida. En la Unidad Tres aprenderás mucho más sobre la increíble diversidad de la vida y de cómo ha evolucionado.

Los dominios Bacteria y Archaea están constituidos por células; el dominio Eukarya se compone de células eucarióticas

Hay dos tipos fundamentalmente distintos de células: **procarióticas** y **eucarióticas**. *Cariótico* se refiere al **núcleo** de la célula, una estructura rodeada por una membrana que contiene el material genético de la célula (véase la figura 1-2). *Eu* significa "verdadero" en griego; las células eucarióticas poseen un núcleo "verdadero" rodeado por una membrana. Estas células suelen ser mayores que las procarióticas y además contienen diversos organelos, muchos de los cuales están rodeados por membranas. *Pro* significa "antes" en griego; es casi seguro que las células procarióticas evolucionaron antes que las

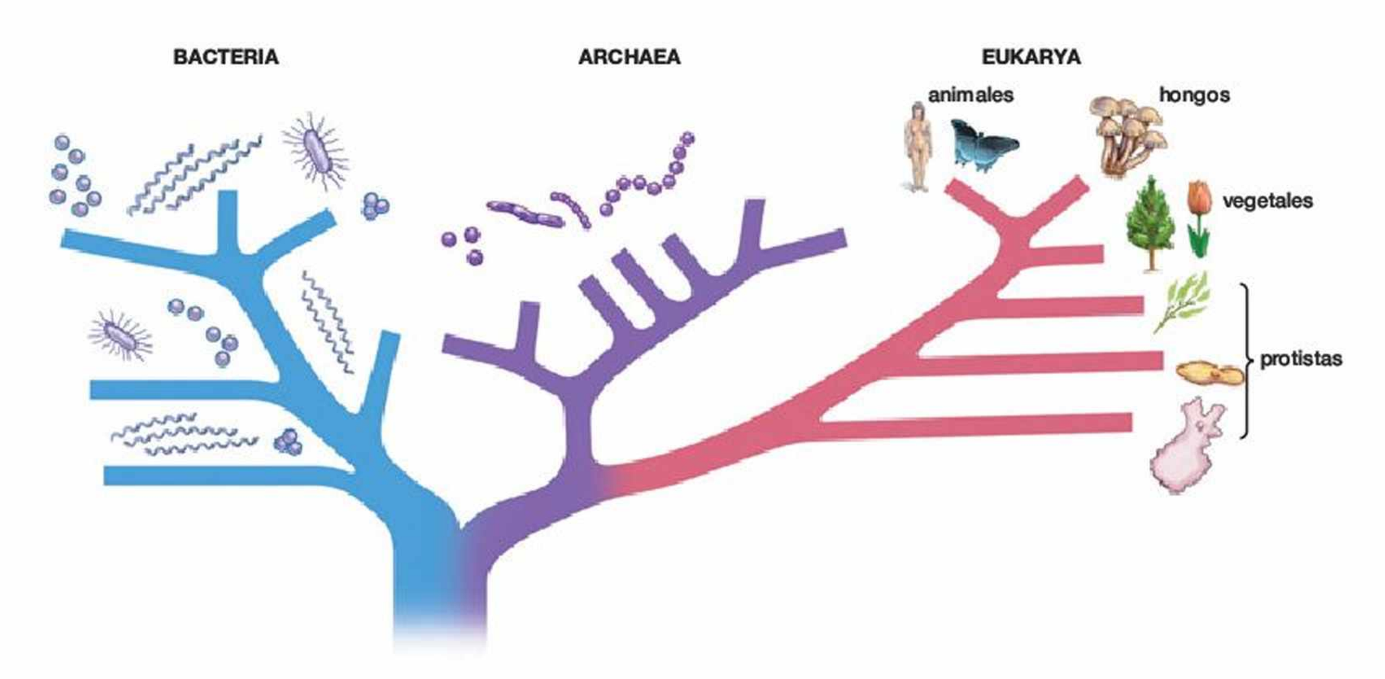


FIGURA 1-11 Los dominios y reinos de la vida

eucarióticas (y estas últimas con toda probabilidad evolucionaron a partir de células procarióticas, como veremos en el capítulo 17). Las células procarióticas no tienen núcleo; su material genético se encuentra en el citoplasma. Por lo regular son pequeñas, de sólo 1 o 2 micrómetros de diámetro, y carecen de organelos delimitados por membranas. Los dominios Bacteria y Archaea constan de células procarióticas; como su nombre indica, las células del reino Eukarya son eucarióticas.

Los dominios Bacteria y Archaea, así como los miembros del reino Protista, son principalmente unicelulares; los miembros de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son básicamente multicelulares

Casi todos los miembros de los dominios Bacteria y Archaea, y los protistas del dominio Eukarya, son **unicelulares**; no obstante, algunos viven en cadenas o tramas de células con escasas comunicación, cooperación u organización entre sí. La mayoría de los miembros de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son **multicelulares**, y su vida depende de la comunicación y cooperación estrechas entre muchas células especializadas.

Los miembros de los distintos reinos tienen formas diferentes de obtener energía

Los organismos fotosintéticos —incluyendo plantas, algunos protistas y algunas bacterias— son autótrofos, es decir, se "autoalimentan". Los organismos que no pueden realizar fotosíntesis se denominan heterótrofos, es decir, "se alimentan de otros". Muchas arqueas, bacterias y protistas, así como todos los hongos y animales, son heterótrofos. Éstos difieren en cuanto al tamaño del alimento que consumen. Algunos, como las bacterias y los hongos, absorben moléculas de alimento individuales; otros, como la mayoría de los animales, comen trozos de alimento (*ingestión*) y los descomponen en moléculas dentro de su tracto digestivo.

1.5 ¿CÓMO ILUMINA LA VIDA DIARIA EL CONOCIMIENTO DE LA BIOLOGÍA?

Algunas personas ven a la ciencia como una actividad "deshumanizante" y piensan que una comprensión demasiado profunda del mundo nos quita visión y asombro. Nada podría

Tabla 1-1 Algunas características empleadas en la clasificación de organismos

Dominio	Reino	Tipo de células	Número de células	Forma de obtención de energía
Bacteria	(Aún no definido)	Procariótica	Unicelular	Autótrofa o heterótrofa (absorción de nutrimentos)
Archaea	(Aún no definido)	Procariótica	Unicelular	Heterótrofa (absorción)
Eukarya	Fungi	Eucariótica	Multicelular	Heterótrofa (absorción)
	Plantae	Eucariótica	Multicelular	Autótrofa
	Animalia	Eucariótica	Multicelular	Heterótrofa (ingestión)
	"protistas"*	Eucariótica	Unicelular y multicelular	Autótrofa y heterótrofa (ingestión o absorción)

* Los "protistas" son un conjunto diverso de organismos que incluyen varios reinos que aún no están bien definidos.

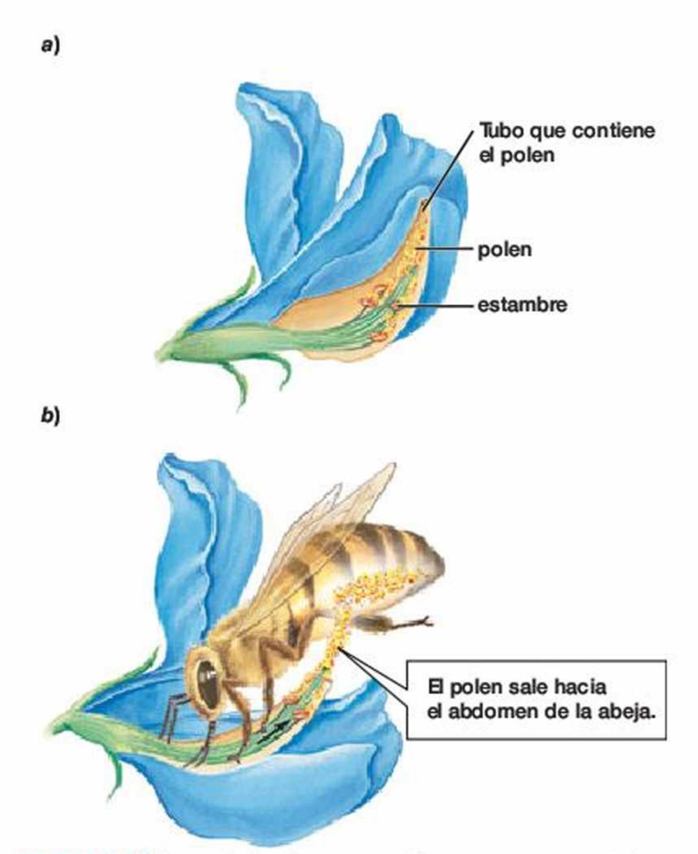


FIGURA 1-12 Las adaptaciones complejas ayudan a garantizar la polinización
a) En las flores de lupino jóvenes, los pétalos inferiores forman un tubo que cubre las estructuras reproductoras como los estambres, que sueltan el polen dentro del tubo. ***b)*** Cuando el peso de una abeja que busca alimento presiona el tubo, los estambres son empujados hacia adelante, lo cual hace que el polen salga del tubo del extremo hacia su abdomen. Algo de polen se adhiere al abdomen y podría caer en el viscoso estigma receptor de polen de la siguiente flor que visite la abeja, logrando así polinizar la flor.

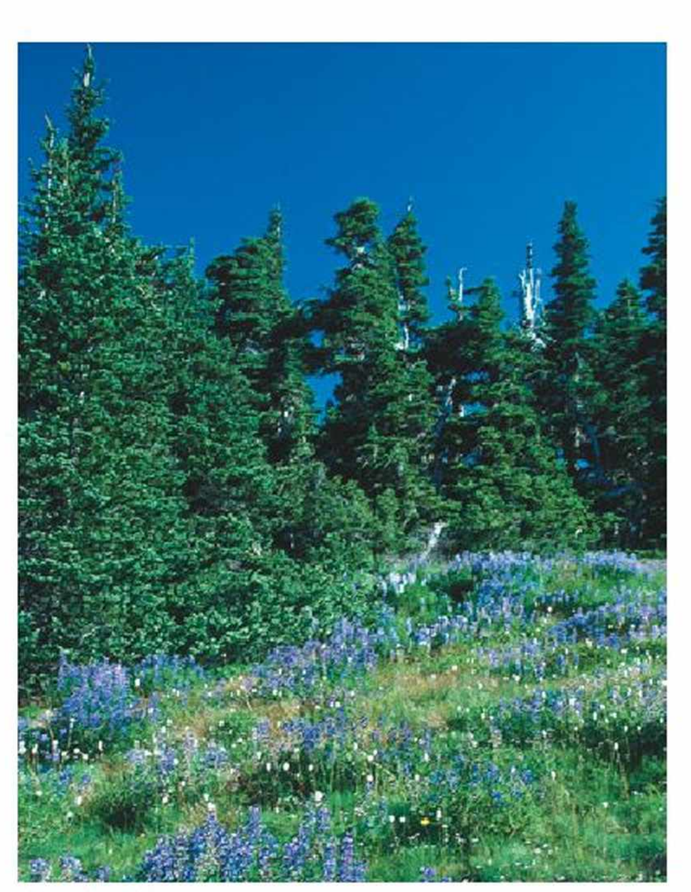


FIGURA 1-13 Lupinos silvestres y abetos subalpinos
Cada verano miles de personas visitan Hurricane Ridge en el Parque Nacional Olímpico del estado de Washington, para contemplar con asombro el monte Olympus, pero pocos se toman la molestia de investigar las maravillas que ofrece.

estar más alejado de la realidad, como volvemos a descubrir una y otra vez en nuestra propia vida.

Hace algunos años, vimos a una abeja buscar el alimento en una espiga de flores de lupino. Las flores de esta planta, miembro de la familia de los guisantes, tienen una estructura compleja, con dos pétalos en la mitad inferior de la flor, que cubren tanto las estructuras reproductoras masculinas (*estambres*) cargadas de polen, como las estructuras reproductoras femeninas (*estigma*), que reciben el polen dentro de una parte tubular. Hace poco averiguamos que en las flores de lupino jóvenes (FIGURA 1-12A), el peso de una abeja que se posa sobre esos pétalos comprime los estambres, y extrae y coloca el polen sobre el abdomen de la abeja (FIGURA 1-12B). En flores maduras, el estigma sobresale de los pétalos inferiores; cuando llega una abeja espolvoreada con polen, por lo regular deja en el estigma unos cuantos granos de éste.

Ahora que comprendemos mejor cómo funcionan las flores de lupino, ¿las valoramos menos? Al contrario, ahora las vemos con nuevo encanto, al entender algo acerca de la interacción de forma y función, abeja y flor, que ha moldeado la evolución del lupino. Unos cuantos meses después subimos a la cima de Hurricane Ridge, en el Parque Nacional Olímpico del estado de Washington, donde las praderas alpinas se llenan de colores en agosto (FIGURA 1-13). Mientras nos agachábamos frente a un lupino silvestre, un hombre mayor se detuvo para preguntarnos qué era lo que observábamos con tanto interés. Atentamente él escuchó nuestra explicación de la estructura y luego se dirigió a otro grupo de lupinos para observar a las abejas en busca de alimento. Ese hombre también sintió con mayor intensidad el asombro que se experimenta al entender las cosas.

A lo largo de esta obra intentaremos comunicarte esa doble sensación de comprensión y asombro. También haremos hincapié en que la biología no es una obra terminada, sino una exploración que en realidad apenas iniciamos. Como señaló elocuentemente el médico y filósofo de la naturaleza Lewis Thomas: "La única verdad científica sólida acerca de la cual siento total confianza es que somos profundamente ignorantes en cuanto a la naturaleza. De hecho, considero que esto es el descubrimiento más importante en los últimos cien años de la biología... pero es sólo el principio".

Aunque no estés pensando en seguir una carrera en biología, queremos exhortarte encarecidamente a unirte a la aventura del descubrimiento biológico durante toda la vida. No veas la biología como un curso más que haya que tomar, ni como un conjunto de datos que haya que memorizar. La biología es el camino hacia una nueva comprensión de ti mismo y de la vida que te rodea en la Tierra.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

LA VIDA EN LA TIERRA ¿Y EN ALGÚN OTRO LUGAR?

¿Hay vida en la Luna? La NASA no considera ninguna posibilidad. Cuando los astronautas del *Apolo 11*, quienes pasaron 2.5 horas sobre la superficie lunar, cayeron al océano el 24 de julio de 1969, los recibió un especialista en descontaminación, quien les entregó trajes de aislamiento biológico cuando aún estaban dentro del módulo del *Apolo 11*. Después de que los tripulantes salieron de la nave, el especialista esterilizó con desinfectante la parte exterior de los trajes de aislamiento y la ventanilla de la nave. Luego, los astronautas permanecieron cuatro días dentro de una unidad de descontaminación portátil a bordo del buque de limpieza, hasta que llegaron al Centro Espacial Johnson en Houston, Texas, donde continuaron en cuarentena por tres semanas más.

No se encontró ningún microorganismo ni en las rocas lunares que ellos trajeron consigo. Los únicos microbios encontrados en la Luna fueron descubiertos por los astronautas del *Apolo 12* en noviembre de 1969. Éstos visitaron la nave espacial no tripulada *Surveyor 3*, que había llegado a la Luna en 1967, y recolectaron material del interior del *Surveyor 3* en un contenedor esterilizado. A partir de esa muestra, en la Tierra los científicos obtuvieron bacterias cultivadas del género *Streptococcus*; irónicamente este residente de la boca, nariz y garganta humanas pudo haber sido depositado por un técnico de la NASA que estornudó mientras armaba la nave espacial antes de que fuera lanzada. Por lo general, residentes de partes tibias y húmedas del cuerpo humano, estos sorprendentes microbios sobrevivieron durante dos años en el vacío del espacio exterior y en temperaturas tan bajas como los –110°C (–170°F).

Los astrónomos calculan que en el Universo podría haber miles de millones de planetas semejantes a la Tierra. Así, es muy alta la posibilidad de que la vida haya evolucionado en algún otro lugar, aunque la probabilidad de vida inteligente es mucho menor y se debate acaloradamente. No obstante, como una especie inteligente, los seres humanos apenas comenzamos a entender la diversidad, la complejidad y la increíble versatilidad de la vida en nuestro propio planeta.

Piensa en esto A finales de la década de 1970 y principios de la siguiente, el doctor James Lovelock, un químico británico, publicó la controvertida e inspiradora "hipótesis de Gaia" (éste último era el nombre de una deidad griega que se considera la creadora de la vida a partir del caos). Lovelock sugirió que los componentes vivos y no vivos de la Tierra en conjunto constituyen un superorganismo: un inmenso ser vivo. Él notó que las interconexiones entre todas las formas vivientes y su ambiente, así como la forma en que los seres vivos modifican su entorno no vivo, ayudan a mantener condiciones propicias para la vida. Consulta la hipótesis de Gaia de Lovelock en la biblioteca o en Internet, y analiza cómo la definición de *vida* que vimos en este capítulo necesitaría cambiarse para ajustarse a sus ideas. ¿Crees que la hipótesis de Gaia sea útil? ¿Sería refutable? ¿Debería llevarse a la categoría de teoría científica? Explica tus respuestas.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

1.1 ¿Cómo estudian la vida los científicos?

Los científicos identifican una jerarquía de niveles de organización, como vimos en la figura 1-1. La biología se basa en los principios científicos de causalidad natural, uniformidad en el espacio y el tiempo, y percepción común. Los conocimientos en biología se adquieren mediante la aplicación del método científico, el cual se inicia con una observación que conduce a una pregunta de investigación, que a la vez lleva a formular una hipótesis. Ésta sirve para predecir el resultado de experimentos controlados. Los resultados experimentales, que deben ser susceptibles de repetirse, pueden apoyar o refutar la hipótesis, llevando a una conclusión acerca de la validez de la hipótesis. Una teoría científica es una explicación general de los fenómenos naturales, desarrollada a partir de experimentos y observaciones amplios que son reproducibles.

Web tutorial 1.1 Formulación y prueba de hipótesis

Web tutorial 1.2 Generación espontánea

1.2 Evolución: La teoría unificadora de la biología

La evolución es la teoría científica de que los organismos modernos descendieron, con ciertas modificaciones, de formas de vida preexistentes. La evolución es consecuencia de la variación genética entre los miembros de una población, causada por mutaciones, herencia de esas modificaciones a la progenie y selección natural de las variaciones que mejor adaptan a un organismo con su ambiente.

1.3 ¿Cuáles son las características de los seres vivos?

Los organismos tienen las siguientes características: su estructura es compleja y está organizada, conservan la homeostasis, obtienen energía y materiales del ambiente, responden ante estímulos, crecen, se reproducen y pueden evolucionar. La mayoría de los organismos autótrofos captan y almacenan la energía solar en moléculas ricas en energía mediante la fotosíntesis, y obtienen nutrimentos de su ambiente inanimado. Los organismos heterótrofos obtienen toda su energía y la mayoría de sus nutrimentos del cuerpo de otros organismos.

Web tutorial 1.3 Definición de vida

1.4 ¿Cómo clasifican los científicos en categorías la diversidad de seres vivos?

Los organismos se pueden agrupar en tres categorías principales, llamadas dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya. Dentro de los Eukarya hay tres reinos: Fungi, Plantae y Animalia, y organismos unicelulares eucarióticos llamados colectivamente "protistas". Entre las características que se emplean para clasificar a los organismos están el tipo de célula (eucariótica o procariótica), el número de células (unicelular o multicelular) y la forma de obtención de la energía (autótrofa o heterótrofa). El material genético de las células eucarióticas está encerrado dentro de la membrana de un núcleo. Las células procarióticas no tienen núcleo. Los organismos heterótrofos ingieren trozos de alimento o absorben una molécula a la vez del ambiente. Las características de los dominios y reinos se resumen en la tabla 1-1.

1.5 ¿Cómo ilumina la vida diaria el conocimiento de la biología?

Cuanto más sabemos acerca de los seres vivos, ¡más fascinantes se vuelven!

TÉRMINOS CLAVE

ácido desoxirribonucleico (DNA) *pág. 9*
adaptación *pág. 10*
átomo *pág. 2*
autótrofo *pág. 13*
biodiversidad *pág. 10*
causalidad natural *pág. 3*
célula *pág. 3*
citoplasma *pág. 11*
comunidad *pág. 3*
conclusión *pág. 4*
control *pág. 4*
cromosomas *pág. 9*
dominio *pág. 14*
elemento *pág. 2*
energía *pág. 13*
especie *pág. 3*
eucariótico *pág. 14*
evolución *pág. 9*
experimento *pág. 4*
fotosíntesis *pág. 13*
gen *pág. 11*
heterótrofo *pág. 13*
hipótesis *pág. 4*
homeostasis *pág. 11*
membrana plasmática *pág. 11*
método científico *pág. 4*
molécula *pág. 2*
molécula orgánica *pág. 3*
multicelular *pág. 15*
mutación *pág. 9*
núcleo *pág. 14*
nutrimento *pág. 13*
observación *pág. 4*
organelo *pág. 11*
organismo *pág. 3*
órgano *pág. 3*
población *pág. 3*
predicción *pág. 4*
pregunta *pág. 4*
procariótico *pág. 14*
razonamiento deductivo *pág. 9*
razonamiento inductivo *pág. 8*
reino *pág. 14*
selección natural *pág. 9*
sistema binomial *pág. 14*
sistema de órganos *pág. 3*
tejido *pág. 3*
teoría celular *pág. 11*
teoría científica *pág. 8*
unicelular *pág. 15*
variable *pág. 4*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Indica la jerarquía de organización de la vida desde un átomo hasta un organismo multicelular; luego, explica brevemente cada nivel.
2. ¿Qué diferencia hay entre una teoría científica y una hipótesis? Explica cómo los científicos usan cada una. ¿Por qué los científicos se refieren a los principios básicos como "teorías" y no como "hechos"?
3. Señala las diferencias entre los razonamientos inductivo y deductivo, y da un ejemplo, real o ficticio, de cada uno.
4. Describe el método científico. ¿De qué formas usas el método científico en la vida cotidiana?
5. ¿Qué diferencias hay entre un cristal de sal y un árbol? ¿Cuál está vivo? ¿Cómo lo sabes?
6. Define y explica los términos *selección natural*, *evolución*, *mutación*, *creacionismo* y *población*.
7. ¿Qué es la evolución? Describe brevemente cómo ocurre la evolución.
8. Define la *homeostasis*. ¿Por qué los organismos deben obtener continuamente energía y materiales del ambiente externo para mantener la homeostasis?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Repasa las propiedades de la vida y luego analiza si los seres humanos son únicos.
2. Diseña un experimento para probar los efectos de un nuevo alimento para perros, "Súper Can", sobre el espesor y las propiedades impermeables del pelaje del perro perdiguero dorado. Incluye todas las partes de un experimento científico. Diseña métodos objetivos para evaluar el espesor del pelaje y su capacidad para rechazar el agua.
3. La ciencia se basa en principios que incluyen la uniformidad en el espacio y en el tiempo, así como la percepción común. Supón que un día nos encontramos con seres inteligentes provenientes de un planeta de otra galaxia, quienes evolucionaron en condiciones muy distintas. Comenta los dos principios mencionados, y explica cómo afectarían la naturaleza de las observaciones científicas en los distintos planetas y la comunicación de tales observaciones.
4. Identifica dos tipos distintos de organismos que hayas visto que interactúen; por ejemplo, una oruga en una planta asclepia, o un escarabajo en una flor. Luego, formula una sola hipótesis sencilla sobre dicha interacción. Utiliza el método científico y tu imaginación para diseñar un experimento que pruebe tu hipótesis. Asegúrate de identificar las variables y controlarlas.
5. Menciona un ejemplo en el cual la comprensión de un fenómeno refuerce tu interés por él.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Dawkins, R. *The Blind Watchmaker*. Nueva York: Norton, 1986. Descripción muy amena del proceso de la evolución, que Dawkins compara con un relojero ciego.

Leopold, A. *A Sand County Almanac*. Nueva York: Oxford University Press, 1949 (reimpreso en 1989). Un clásico escrito por un filósofo de la naturaleza; ofrece una base elocuente para la ética de la conservación.

Thomas, L. *The Medusa and the Snail*. Nueva York: Bantam Books, 1980. y *The Lives of a Cell*, 1973. El desaparecido médico, investigador y filósofo Lewis Thomas comparte su asombro ante el mundo vivo en una serie de deliciosos ensayos.

Wilson, E. O. *The Diversity of Life*. Nueva York: Norton, 1992. Una celebración de la diversidad de la vida, cómo evolucionó y cómo los seres humanos la están afectando. Los escritos de Wilson lo han hecho acreedor de dos premios Pulitzer.

Zimmer, C. *At the Water's Edge*. Nueva York: The Free Press, 1998. Una maravillosa guía escrita del viaje de 4000 millones de años en el tiempo desde los microbios hasta los seres humanos.



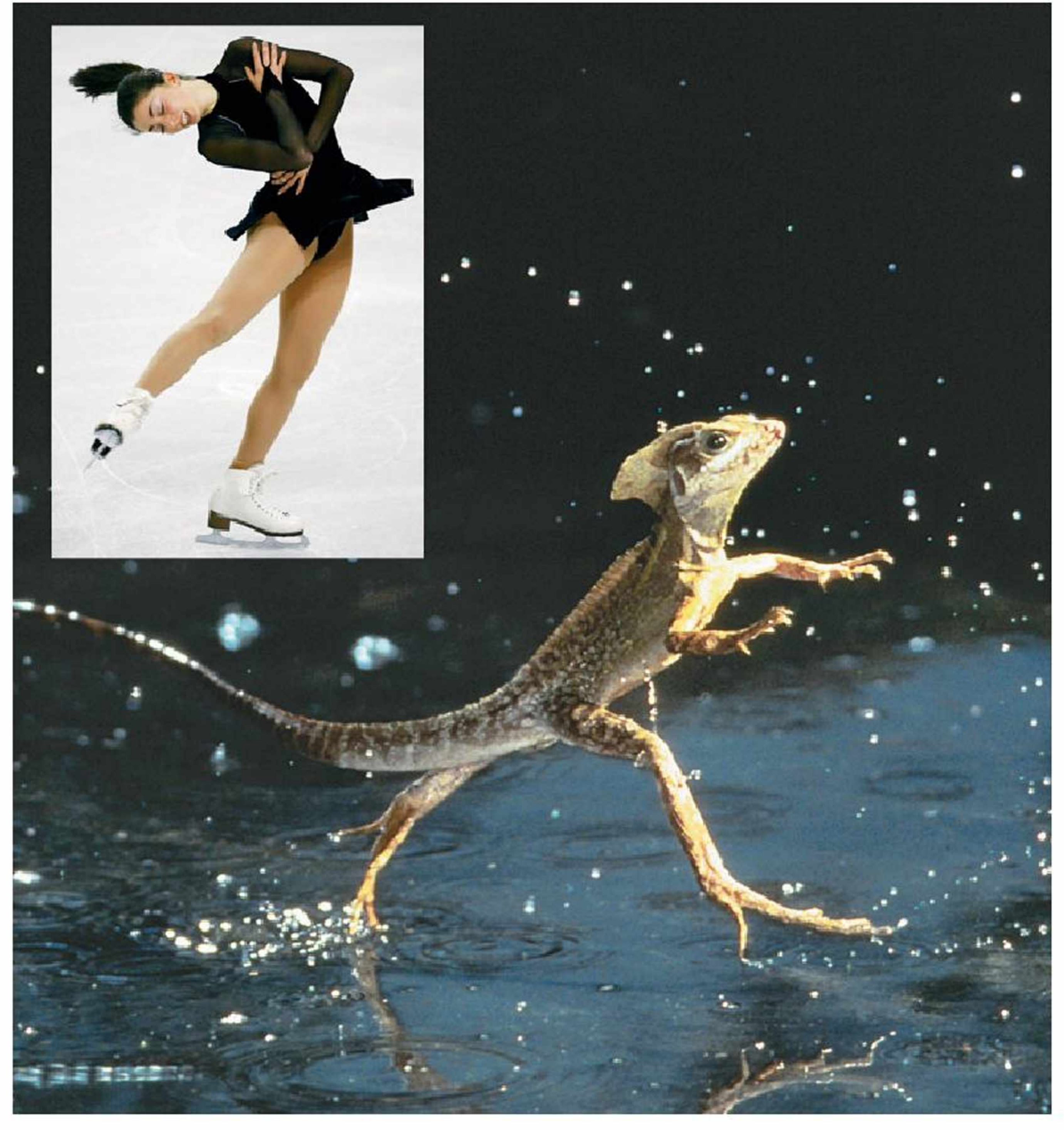
UNIDAD 1

La vida de una célula

Las células individuales pueden ser organismos complejos e independientes, como este protista ciliado del género *Vorticella*, el cual consiste en un "cuerpo" celular redondo y grande, con la "boca" en la parte superior. Al sacudirse, el *cilia capiliforme* sobresale de la "boca" y crea corrientes de agua que recogen alimento (protistas y bacterias más pequeños). Un tallo elástico une al *Vorticella* con los objetos en su medio de agua dulce. Cuando la célula siente una perturbación, el tallo se contrae rápidamente y aleja al "cuerpo" celular del peligro.

CAPÍTULO

2 Átomos, moléculas y vida



El lagarto basilisco y los patinadores sobre hielo aprovechan las propiedades únicas del agua.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Caminando sobre el agua

2.1 ¿Qué son los átomos?

Los átomos, las unidades estructurales fundamentales de la materia, se componen de partículas aún más pequeñas

Investigación científica: La radiactividad en la investigación

2.2 ¿Cómo interactúan los átomos para formar moléculas?

Los átomos interactúan con otros átomos cuando hay vacíos en sus capas de electrones más externas

Los átomos con carga, llamados iones, interactúan para formar enlaces iónicos

Los átomos sin carga pueden estabilizarse compartiendo electrones para formar enlaces covalentes

Los puentes de hidrógeno son atracciones eléctricas entre moléculas que tienen enlaces covalentes polares o dentro de éstas

2.3 ¿Por qué el agua es tan importante para la vida?

El agua interactúa con muchas otras moléculas

Enlaces con la vida: ¿Alimentación saludable?

Las moléculas de agua tienden a mantenerse unidas

Las soluciones en agua pueden ser ácidas, básicas o neutras

El agua modera los efectos de los cambios de temperatura

El agua forma un sólido singular: el hielo

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Caminando sobre el agua



ESTUDIO DE CASO CAMINANDO SOBRE EL AGUA

EN MÉXICO UNA NIÑA asusta a un lagarto basilisco que se acerca a un pequeño estanque en busca de insectos. El animal se aleja corriendo verticalmente sobre sus fuertes patas traseras. Sin embargo, en vez de evitar el agua, ¡el lagarto empieza a dar zancadas sobre la superficie del agua en reposo! La niña queda boquiabierta: "¿Será un milagro?", se pregunta. Difícilmente. La selección natural dotó al lagarto basilisco con extremidades especialmente rápidas que le permiten aprovechar una singular propiedad del agua: su alta tensión superficial. Dicho en palabras más sencillas, las moléculas de agua tienden a mantenerse unidas. Si lo haces con cuidado, tú puedes hacer flotar un clip sujetapapeles en un recipiente con agua; sin embargo, éste se hundiría de inmediato en alcohol, el cual tiene una tensión superficial mucho menor que el agua.

Mucho más al norte, un patinador gira sobre el hielo a una rapidez vertiginosa. El agua congelada tiene propiedades únicas que hacen que el patinaje sobre hielo sea tan divertido como factible. Primero, el hielo es resbaladizo, lo cual permite tal proeza del atleta. Segundo, el hielo flota en la superficie del agua en vez de hundirse en el fondo. ¿Alguna vez te has preguntado por qué ocurre así? Cuando se congelan la mayoría de los demás líquidos se convierten en sólidos más densos. Por ejemplo, si el estanque para patinar estuviera lleno con aceite, al congelarse, éste se iría al fondo. Los patinadores y los lagartos basiliscos aprovechan propiedades singulares y diferentes del agua en sus estados líquido y sólido.

Las diferentes moléculas que componen los organismos vivos funcionan en ambientes acuosos. Pero, ¿cómo se forman las moléculas de agua? ¿Cómo interactúan entre sí las moléculas de agua y cómo lo hacen con otras formas de materia? ¿Qué propiedades dan al agua líquida tensión superficial, y hacen que se expanda y que se vuelva resbaladiza al congelarse?

2.1 ¿QUÉ SON LOS ÁTOMOS?

Los átomos, las unidades estructurales fundamentales de la materia, se componen de partículas aún más pequeñas

Si cortaras un diamante (una forma de carbono) en fragmentos, cada trozo seguiría siendo carbono. Si pudieras seguir cortando los trozos en partes cada vez más pequeñas, a final de cuentas llegarías a tener un montón de átomos de carbono. Los **átomos** son las unidades estructurales fundamentales de la materia. Sin embargo, los átomos en sí se componen de un **núcleo atómico** central (a menudo llamado simplemente núcleo; ¡no lo debes confundir con el núcleo de una célula!), el cual contiene dos tipos de partículas subatómicas con igual peso: los **protones**, que tienen carga positiva, y los **neutrones**, que no tienen carga. Otras partículas subatómicas llamadas **electrones** giran alrededor del núcleo atómico (**FIGURA 2-1**). Los electrones son partículas más ligeras con carga negativa. Un átomo tiene el mismo número de electrones y protones; por lo tanto, es eléctricamente neutro.

En la naturaleza hay 92 tipos de átomos, cada uno de los cuales forma la unidad estructural de un elemento diferente. Un **elemento** es una sustancia que no puede descomponerse ni convertirse en otras sustancias mediante procesos químicos ordinarios. El número de protones que hay en el núcleo, llamado **número atómico**, es característico de cada elemento. Por ejemplo, cualquier átomo de hidrógeno tiene un protón en su núcleo; cualquier átomo de carbono, seis protones, y cualquier átomo de oxígeno, ocho. Cada elemento posee propiedades químicas exclusivas basadas en el número y la configuración de sus partículas subatómicas. Algunos, como el oxígeno y el hidrógeno, son gases a temperatura ambiente, mientras que otros, como el plomo, son sólidos extremadamente densos. La mayoría de los elementos son muy escasos y relativamente pocos de ellos resultan indispensables para la vida en la Tierra. La **tabla 2-1** presenta una lista con los elementos más comunes en el cuerpo humano.

Los átomos de un mismo elemento pueden tener distintos números de neutrones. Cuando esto sucede, los átomos se denominan **isótopos** de ese elemento. Algunos isótopos, aunque no todos, son **radiactivos**, es decir, se desintegran espontáneamente para formar diferentes tipos de átomos y liberan energía en el proceso. Los isótopos radiactivos son herramientas muy útiles en el estudio de procesos biológicos (véase "Investigación científica: La radiactividad en la investigación").

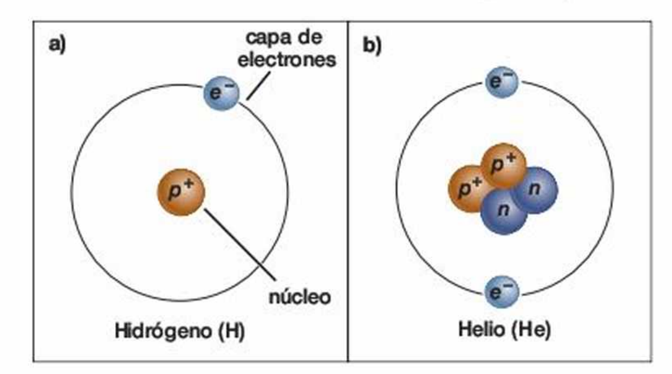


FIGURA 2-1 Modelos atómicos
Representaciones estructurales de los dos átomos más pequeños: **a)** hidrógeno y **b)** helio. En estos modelos simplificados, los electrones (en azul tenue) se muestran como planetas en miniatura, que giran en órbitas específicas alrededor de un núcleo que contiene protones (en café) y neutrones (en azul intenso).

Los electrones viajan en regiones específicas llamadas capas de electrones que corresponden a diferentes niveles de energía

Como quizá sepas si has realizado experimentos con imanes, los polos iguales se repelen y los polos opuestos se atraen. Asimismo, los electrones se repelen mutuamente debido a su carga eléctrica negativa, y son atraídos hacia los protones del núcleo, que tienen carga positiva. Sin embargo, a causa de su repulsión mutua, sólo cantidades limitadas de electrones pueden ocupar el espacio más cercano al núcleo. Un átomo grande puede dar cabida a muchos electrones, porque éstos se encuentran en órbitas cada vez más alejadas del núcleo. Los electrones se mueven dentro de espacios tridimensionales limitados llamados **capas de electrones**, cada una de las cuales corresponde a mayores niveles de energía conforme se aleja del núcleo. Por sencillez, dibujamos esas capas como anillos alrededor del núcleo (véase las **FIGURAS 2-1** y **2-2**).

La capa de electrones más cercana al núcleo atómico es la más pequeña y sólo puede contener dos electrones. Los electrones en dicha capa están en el menor nivel de energía. Esta primera capa es la única en los átomos de hidrógeno y de helio (véase la figura 2-1). La segunda capa, que corresponde a un nivel de energía superior, puede contener hasta ocho electrones. Los electrones de un átomo llenan primero la capa más cercana al núcleo y luego empiezan a ocupar las capas de mayor nivel. Así, un átomo de carbono con seis electrones posee dos en la primera capa (la más cercana al núcleo) y cuatro en la segunda capa (véase la figura 2-2). Aunque los átomos grandes pueden tener capas de energía complejas, todos los átomos que son importantes para la vida (con excepción del hidrógeno) necesitan (o se comportan como si necesitaran) ocho electrones para completar sus capas más externas; esto se conoce como *regla del octeto*.

Tabla 2-1 Elementos comunes en los organismos vivos

Elemento	Número atómico[a]	Porcentaje en el cuerpo humano[b]
Hidrógeno (H)	1	9.5
Helio (He)	2	Traza
Carbono (C)	6	18.5
Nitrógeno (N)	7	3.3
Oxígeno (O)	8	65
Sodio (Na)	11	0.2
Magnesio (Mg)	12	0.1
Fósforo (P)	15	1
Azufre (S)	16	0.3
Cloro (Cl)	17	0.2
Potasio (K)	19	0.4
Calcio (Ca)	20	1.5
Hierro (Fe)	26	Traza

[a]Número atómico = número de protones en el núcleo atómico.
[b]Porcentaje aproximado de átomos de este elemento, por peso, en el cuerpo humano.

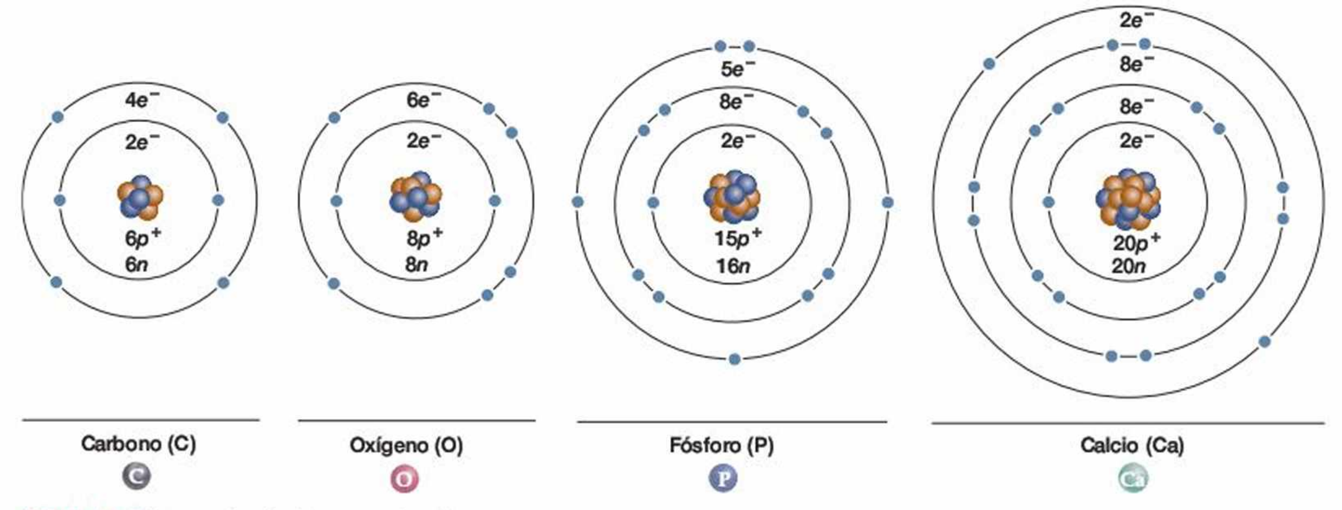


FIGURA 2-2 Capas de electrones en los átomos
La mayoría de los átomos importantes en biología tienen al menos dos capas de electrones. La primera y más cercana al núcleo puede contener dos electrones; la siguiente, un máximo de ocho. Capas más distantes pueden contener mayor número de electrones. **PREGUNTA: ¿Por qué los átomos que tienden a reaccionar con otros átomos poseen capas externas que no están completamente llenas?**

Los núcleos y las capas de electrones desempeñan papeles complementarios en los átomos. Los núcleos (siempre que no sean radiactivos) ofrecen estabilidad, en tanto que las capas de electrones permiten interacciones, o *enlaces*, con otros átomos. Los núcleos se resisten a perturbaciones debidas a fuerzas externas. Las fuentes ordinarias de energía, como el calor, la electricidad y la luz, apenas si los afectan. Como su núcleo es estable, un átomo de carbono sigue siendo carbono, ya sea que forme parte de un diamante, del dióxido de carbono o del azúcar. Las capas de electrones, en cambio, son dinámicas. Como veremos a continuación, los átomos se unen entre sí ganando, perdiendo o compartiendo electrones.

La vida depende de la capacidad de los electrones para captar y liberar energía

Puesto que las capas de electrones corresponden a niveles de energía, cuando un átomo se excita usando energía como calor o luz, tal energía provoca que los electrones salten de una capa de electrones de menor a otra de mayor energía. Poco después, el electrón regresa espontáneamente a su capa de electrones original, liberando la energía (**FIGURA 2-3**).

Nosotros hacemos esto de manera cotidiana. Cuando encendemos una bombilla eléctrica, la electricidad que fluye a través del filamento en la bombilla hace que ésta se caliente, y la energía térmica golpea a los electrones del filamento de metal en las capas de electrones de mayor energía. Cuando los electrones vuelven a sus capas originales, emiten como luz la energía captada. La vida también depende de la capacidad de los electrones para captar y liberar energía, como veremos en los capítulos 7 y 8 al estudiar la fotosíntesis y la respiración celular.

2.2 ¿CÓMO INTERACTÚAN LOS ÁTOMOS PARA FORMAR MOLÉCULAS?

Los átomos interactúan con otros átomos cuando hay vacíos en sus capas de electrones más externas

Una **molécula** consta de dos o más átomos del mismo elemento, o de elementos distintos, los cuales se mantienen unidos gracias a las interacciones en sus capas de electrones más externas. Una sustancia cuyas moléculas están formadas por diferentes tipos de átomos se llama **compuesto**. Los átomos interactúan entre sí de acuerdo con dos principios básicos:

- Un átomo no reaccionará con otros átomos si su capa de electrones más externa está totalmente llena. Decimos que tal átomo es *inerte*.

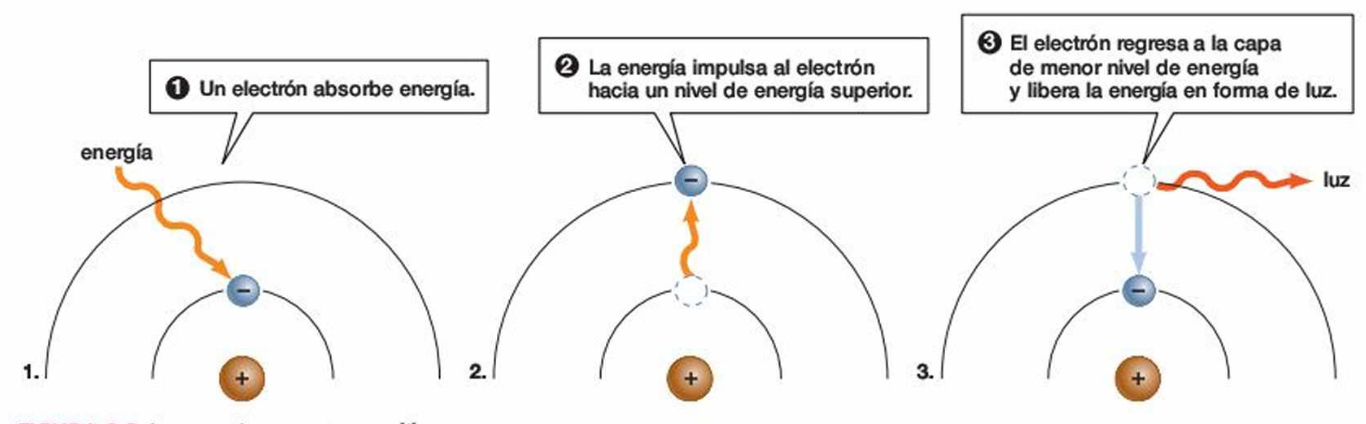


FIGURA 2-3 La energía se capta y se libera

¿Cómo saben los biólogos que el DNA es el material genético de las células (capítulo 9)? ¿Cómo miden los paleontólogos la edad de los fósiles (capítulo 17)? ¿Cómo saben los botánicos que los azúcares producidos en las hojas de las plantas durante la fotosíntesis se transportan a otras partes de la planta? Estos descubrimientos, y muchos más, fueron posibles gracias al uso de los isótopos radiactivos. Durante la *desintegración radiactiva*, es decir, el proceso mediante el cual un isótopo radiactivo se rompe espontáneamente, un isótopo emite partículas que pueden detectarse con instrumentos como los contadores Geiger.

Un uso especialmente fascinante de los isótopos radiactivos, que es importante en medicina, es la *tomografía por emisión de positrones*, también conocida como *estudio PET* (por las siglas de *positron emission tomography*) (**FIGURA E2-1**). En una aplicación común de los estudios PET, el paciente recibe azúcar glucosa que se marca al agregarle un isótopo radiactivo inocuo del flúor. Cuando el isótopo se desintegra, emite dos destellos de energía que viajan en direcciones opuestas. Los detectores de energía en un anillo alrededor de la cabeza del paciente captan las emisiones, registrando los tiempos de llegada casi simultánea de los dos destellos de energía provenientes de cada partícula que se desintegra. Luego, una computadora potente calcula el lugar dentro del cerebro donde se efectuó la desintegración y genera un mapa a color de la frecuencia de desintegraciones en cierta "rebanada" del cerebro. Cuanto más activa sea una región del cerebro, usará más glucosa como fuente de energía y se concentrará más radiactividad en ella. Por ejemplo, las células de tumores se dividen rápidamente y tienen un consumo alto de glucosa; en los estudios PET aparecen como "manchas calientes" (véase la figura E2-1c). Las regiones normales del cerebro activadas por una tarea mental específica (como un problema matemático) también tendrán una mayor demanda de glucosa, lo cual se detecta con estudios PET. De esta forma, los médicos emplean estos últimos para diagnosticar padecimientos neurológicos; en tanto que los investigadores los utilizan para averiguar qué regiones del cerebro se activan según los distintos procesos mentales.

El desarrollo de los estudios PET requirió la cooperación estrecha entre biólogos y médicos (quienes reconocieron la necesidad del escaneo cerebral y son capaces de interpretar los datos de éste), químicos (quienes desarrollaron y sintetizaron las sondas radiactivas), físicos (quienes interpretaron la naturaleza de los isótopos y sus emisiones de energía) e ingenieros (quienes diseñaron y construyeron las computadoras, así como otros dispositivos electrónicos). El constante trabajo en equipo de científicos de distintas áreas promete más avances en la comprensión fundamental de los procesos biológicos y en sus aplicaciones más comunes como los estudios PET.

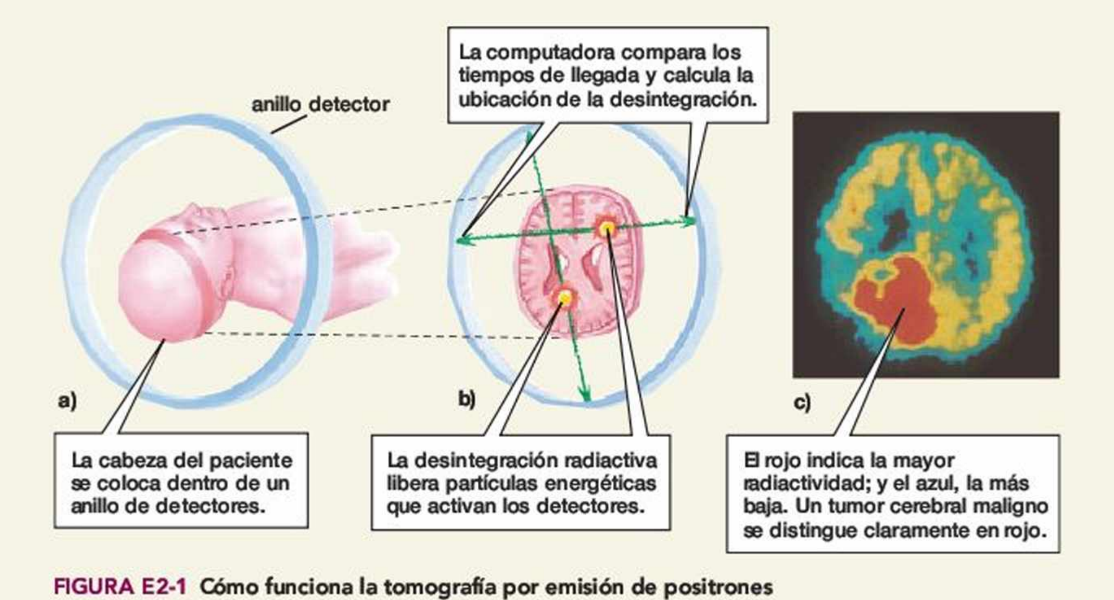


FIGURA E2-1 **Cómo funciona la tomografía por emisión de positrones**

- Un átomo reaccionará con otros átomos si su capa de electrones más externa está sólo parcialmente llena. Decimos entonces que tal átomo es *reactivo*.

Como demostración de estos principios, considera tres tipos de átomos: hidrógeno, helio y oxígeno (véase las figuras 2-1 y 2-2). El hidrógeno (el átomo más pequeño) tiene un protón en su núcleo y un electrón en su única capa de electrones (que, por lo tanto, es la más externa), la cual puede contener hasta dos electrones. El átomo de oxígeno tiene seis electrones en su capa externa, que puede contener ocho. En cambio, el helio tiene dos protones en su núcleo y dos electrones llenan su única capa de electrones. De manera que es factible predecir que los átomos de hidrógeno y de oxígeno, con sus respectivas capas externas parcialmente llenas, son reactivos, mientras que los de helio, con su capa llena, son estables. También lograríamos predecir que los átomos de hidrógeno y de oxígeno pueden ganar estabilidad reaccionando entre sí. Los únicos electrones de dos átomos de hidrógeno llenarían la capa externa del átomo de oxígeno, para formar agua (H_2O; véase la figura 2-6b). Como predijimos, el hidrógeno reacciona fácilmente con el oxígeno. Para despegar, el transbordador espacial y otros cohetes utilizan hidrógeno líquido como combustible. El hidrógeno reacciona de forma explosiva con el oxígeno, liberando agua como subproducto y una inmensa cantidad de calor. En cambio, el helio, cuya capa externa está llena, es casi totalmente inerte y no reacciona con otras moléculas.

Un átomo con su capa de electrones externa parcialmente llena puede adquirir estabilidad al perder electrones (hasta que la capa quede totalmente vacía), al ganar (hasta llenar la

Tabla 2-2 Tipos comunes de enlaces en las moléculas biológicas

Tipo	Interacción	Ejemplo
Enlace iónico	Se transfiere un electrón, creando iones positivos y negativos, que se atraen mutuamente.	Ocurre entre los iones de sodio (Na^+) y cloruro (Cl^-) de la sal de mesa (NaCl)
Enlace covalente	Se comparten pares de electrones.	
No polar	Se comparten partes iguales.	Ocurre entre los dos átomos de oxígeno en el gas oxígeno (O_2)
Polar	Se comparten de forma desigual.	Ocurre entre los átomos de hidrógeno y oxígeno de una molécula de agua (H_2O)
Puente de hidrógeno	La carga ligeramente positiva de un átomo de hidrógeno que interviene en un enlace covalente polar atrae a la carga ligeramente negativa en un átomo de oxígeno o de nitrógeno que interviene en un enlace covalente polar.	Ocurre entre moléculas de agua; las cargas ligeramente positivas en el hidrógeno atraen a las cargas ligeramente negativas en los átomos de oxígeno de las moléculas contiguas.

capa), o al compartirlos con otro átomo (en cuyo caso ambos átomos se comportarán como si su capa externa estuviera llena). Los resultados de perder, ganar y compartir electrones son los **enlaces químicos**: fuerzas de atracción que mantienen unidos a los átomos de las moléculas. Cada elemento tiene propiedades de enlace químico que son resultado de la configuración de electrones en su capa externa. Las **reacciones químicas** la creación y ruptura de enlaces químicos para formar nuevas sustancias son indispensables para el mantenimiento de la vida y para el funcionamiento de la sociedad moderna. Ya sea que se efectúen en células vegetales al captar energía solar, en el cerebro al formar nuevos recuerdos o en el motor de un automóvil al consumir gasolina, las reacciones químicas implican la creación de nuevos enlaces y/o la ruptura de enlaces existentes. Hay tres tipos fundamentales de enlaces químicos: enlaces iónicos, enlaces covalentes y puentes de hidrógeno (**tabla 2-2**).

Los átomos con carga, llamados iones, interactúan para formar enlaces iónicos

Tanto los átomos que tienen una capa externa de electrones casi vacía como aquellos que la tienen casi llena pueden estabilizarse perdiendo (hasta vaciar la capa externa) o ganando electrones (hasta llenar la capa externa). La formación de la sal de mesa (cloruro de sodio) demuestra este principio. El sodio (Na) sólo tiene un electrón en su capa externa de electrones; y el cloro (Cl) tiene siete electrones en su capa externa, es decir, sólo le falta uno para llenarla (**FIGURA 2-4A**).

El sodio, por lo tanto, puede estabilizarse cediendo al cloro el electrón de su capa externa, con lo cual esa capa queda vacía; así, el cloro llena su capa externa con ese electrón que gana. Los átomos que perdieron o ganaron electrones, alterando el equilibrio entre protones y electrones, quedan *carga-*

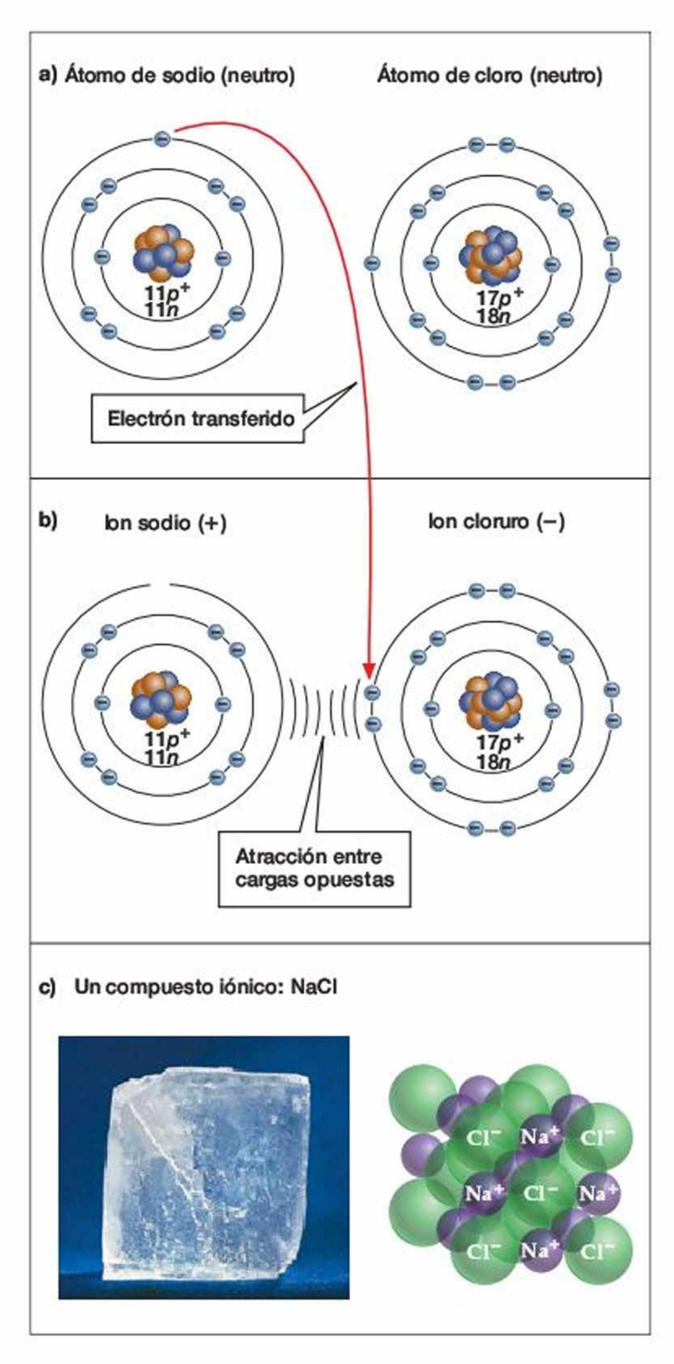


FIGURA 2-4 Formación de iones y enlaces iónicos
a) El sodio sólo tiene un electrón en su capa externa de electrones; el cloro, siete. ***b)*** El sodio logra estabilizarse perdiendo un electrón y el cloro puede estabilizarse ganando uno. Así, el átomo de sodio se convierte en un ion con carga positiva, y el de cloro, en un ion con carga negativa. ***c)*** Como las partículas con carga opuesta se atraen mutuamente, los iones sodio (Na^+) y cloruro (Cl^-) resultantes se acomodan estrechamente en un cristal de sal, NaCl. (Imagen en recuadro). La organización de iones en la sal provoca la formación de cristales en forma de cubo.

dos. Estos átomos cargados se llaman **iones**. Para formar cloruro de sodio, un átomo de sodio pierde un electrón y, por lo tanto, se convierte en un ion sodio con carga positiva (Na^+); un átomo de cloro capta ese electrón y se convierte en un ion cloruro con carga negativa (Cl^-) (FIGURA 2-5).



FIGURA 2-5 **Enlace iónico.**

Los dos iones se mantienen unidos mediante **enlaces iónicos**: la atracción eléctrica entre iones con carga positiva y iones con carga negativa (FIGURA 2-4B). Los enlaces iónicos entre los iones sodio y cloruro forman los cristales que contienen disposiciones ordenadas repetitivas de los dos iones; llamamos "sal de mesa" a dicha sustancia (FIGURA 2-4C). Como veremos más adelante, el agua rompe fácilmente enlaces iónicos.

Los átomos sin carga pueden estabilizarse compartiendo electrones para formar enlaces covalentes

Un átomo con su capa de electrones externa parcialmente llena también puede estabilizarse compartiendo electrones con otro átomo para formar un **enlace covalente** (FIGURA 2-6).

El electrón que se comparte determina si un enlace covalente es polar o no polar

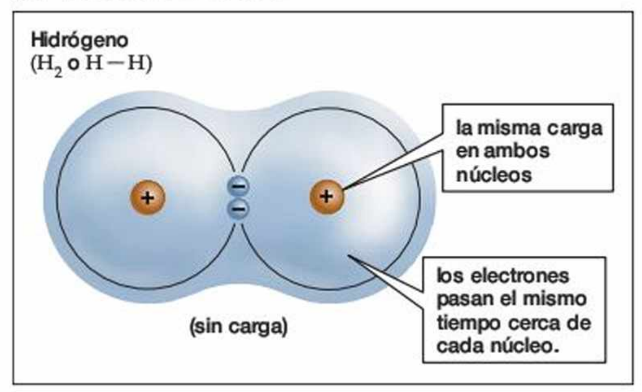
Al igual que dos niños que jalan entre sí un oso de felpa para quedarse con él, en un enlace covalente los electrones son jalados en direcciones opuestas por los núcleos de los átomos que intervienen. Si los niños tienen igual fuerza, el oso se mantendrá estirado entre ambos. Asimismo, núcleos atómicos de igual carga compartirán electrones a partes iguales entre sí. Un enlace covalente que implica compartir partes iguales de electrones se llama **enlace covalente no polar** (FIGURA 2-7). Considera el átomo de hidrógeno, el cual tiene un electrón en una capa donde caben dos. Este átomo puede adquirir una estabilidad razonable si comparte su único electrón con otro átomo de hidrógeno, para formar una molécula de gas hidrógeno (H_2), donde cada átomo se comporta casi como si tuviera dos electrones en su capa externa.



FIGURA 2-7 **Enlace covalente no polar.**

Dos átomos de oxígeno también comparten electrones de igual forma y cada uno contribuye con dos electrones para producir una molécula de gas oxígeno (O_2), que tiene un enlace covalente doble. Como los dos núcleos en H_2 y en O_2 son idénticos, sus núcleos atraen al electrón de la misma forma; por consiguiente, los electrones compartidos pasan igual tiempo cerca de cada núcleo. Así, la molécula no sólo es eléctricamente neutra o sin carga, sino que cada extremo, o *polo*, de la molécula también es eléctricamente neutro. Tales moléculas y las moléculas biológicas como las grasas —que se forman con enlaces covalentes no polares— se conocen como *moléculas no polares* (véase la figura 2-6a).

En muchas moléculas que forman enlaces covalentes, un núcleo tiene una carga positiva mayor que el otro y por ello atrae a los electrones con más fuerza. Así como un niño más fuerte será capaz de jalar el oso de felpa más cerca de sí mismo, los electrones pasarán más tiempo cerca del núcleo más grande y más positivo, y menos cerca del núcleo más pequeño. De esta manera, el átomo más grande adquiere una carga



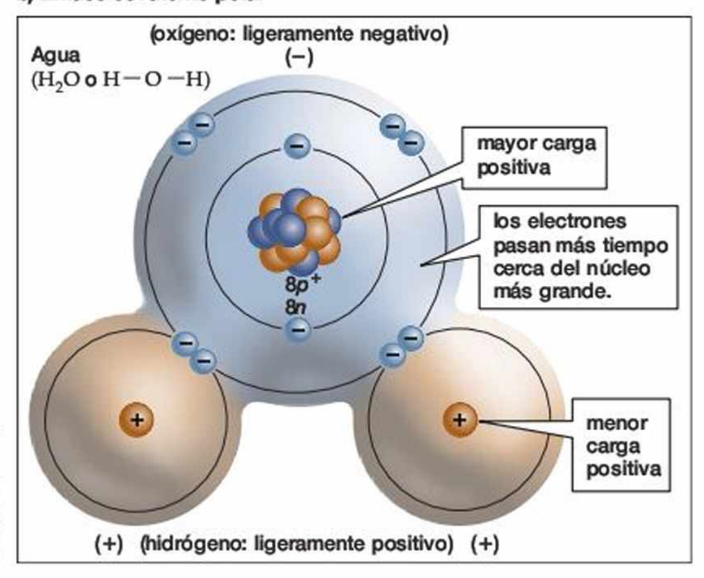


FIGURA 2-6 **Los enlaces covalentes implican compartir electrones entre átomos**
a) En el gas hidrógeno se comparte un electrón de cada átomo de hidrógeno para formar un enlace covalente no polar sencillo. ***b)*** Al oxígeno le faltan dos electrones para llenar su capa externa, así que puede formar un enlace covalente polar con dos átomos de hidrógeno para formar agua. El oxígeno ejerce una mayor atracción que el hidrógeno sobre los electrones, así que el extremo de la molécula donde está el oxígeno posee una pequeña carga negativa (–), mientras que el extremo donde está el hidrógeno cuenta con una pequeña carga positiva (+). PREGUNTA: En los enlaces polares de agua, ¿por qué la atracción del oxígeno sobre los electrones es mayor que la del hidrógeno?

ligeramente negativa (−) de las cercanías del electrón, y el átomo más pequeño adquiere una carga positiva pequeña (+). Esta situación produce un **enlace covalente polar** (FIGURA 2-8). Aunque la molécula en su totalidad es eléctricamente neutra, tiene polos cargados. En el agua, por ejemplo, el oxígeno atrae electrones con más fuerza que el hidrógeno, por lo que el extremo de la molécula donde está el oxígeno es ligeramente negativo y cada hidrógeno es ligeramente positivo (véase la figura 2-6b). El agua es un ejemplo de una *molécula polar*.

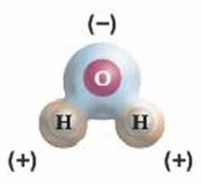


FIGURA 2-8 Enlaces covalentes polares en el agua

Casi todas las moléculas biológicas emplean enlaces covalentes

Los enlaces covalentes son esenciales para la vida. Como las moléculas biológicas deben funcionar en un ambiente acuoso donde los enlaces iónicos se rompen con facilidad, los átomos de la mayoría de las moléculas biológicas, como las de proteínas, azúcares y celulosa, se mantienen unidas por enlaces covalentes. El hidrógeno, el carbono, el oxígeno, el nitrógeno, el fósforo y el azufre son los átomos que más comúnmente se encuentran en las moléculas biológicas. El hidrógeno puede formar un enlace covalente con un átomo más; el oxígeno y el azufre pueden hacerlo con dos átomos más; el nitrógeno, con tres, y el fósforo y el carbono, con cuatro (tabla 2-3). El fósforo es extraño, pues aunque tiene sólo tres espacios en su capa externa, puede formar hasta cinco enlaces covalentes con cuatro átomos más. Tal diversidad de enlaces permite construir moléculas biológicas con variedad y complejidad enormes.

Los radicales libres son altamente reactivos y pueden dañar las células

Algunas reacciones, en especial aquellas que se llevan a cabo en las células que procesan energía, producen moléculas que tienen átomos (a menudo de oxígeno) con uno o más electrones impares en sus capas externas. Este tipo de molécula, que se conoce como **radical libre**, es muy inestable. La mayoría de los radicales libres reaccionan fácilmente con moléculas cercanas, captando electrones para llenar sus capas externas. Pero cuando un radical libre roba un electrón de la molécula que ataca, crea un nuevo radical libre y empieza una reacción en cadena que puede conducir a la destrucción de moléculas biológicas que son fundamentales para la vida. La muerte celular provocada por radicales libres contribuye a una amplia gama de padecimientos humanos, entre los que destacan enfermedades del corazón y trastornos del sistema nervioso como el mal de Alzheimer. Mediante el daño que causan al material genético, los radicales libres también pueden provocar ciertas formas de cáncer. Muchos científicos creen que el



FIGURA 2-9 Daño de los radicales libres
El envejecimiento es parcialmente resultado de la acumulación del daño de radicales libres en las moléculas biológicas que componen nuestro cuerpo. Por ejemplo, la radiación solar puede ocasionar la formación de radicales libres en la piel, dañando así las moléculas que le dan elasticidad y contribuyendo con la formación de arrugas conforme tenemos mayor edad. **PREGUNTA: ¿Cómo dañan los radicales libres a las moléculas biológicas?**

Tabla 2-3 Patrones de enlace de los átomos que se encuentran comúnmente en las moléculas biológicas

Átomo	Capacidad de la capa de electrones externa	Electrones en la capa externa	Número de enlaces covalentes que normalmente forma	Patrones comunes de enlace
Hidrógeno	2	1	1	—H
Carbono	8	4	4	—C— (con 4 enlaces sencillos), —C= (con enlace sencillo arriba), =C=, —C≡
Nitrógeno	8	5	3	—N— (con enlace sencillo arriba), —N=, N≡
Oxígeno	8	6	2	—O—, O=
Fósforo	8	5	5	—P= (con enlaces sencillos arriba y abajo)
Azufre	8	6	2	—S—

deterioro gradual del cuerpo que acompaña al envejecimiento es resultado, al menos parcialmente, de la acumulación del daño de los radicales libres durante una vida de exposición a la radiación solar (**FIGURA 2-9**). La radiación (como la solar y la de los rayos X), los gases de combustión de los automóviles y los metales industriales (como mercurio y plomo) también pueden entrar a nuestro cuerpo y producir radicales libres. Por fortuna, algunas moléculas llamadas **antioxidantes** reaccionan con los radicales libres y combaten el daño que ocasionan. Nuestro cuerpo sintetiza varios antioxidantes y otros se obtienen mediante una dieta saludable. Las vitaminas E y C son antioxidantes, al igual que una variedad de sustancias que se encuentran en las frutas y las verduras. Para saber más acerca de otra fuente de antioxidantes, consulta "Enlaces con la vida: ¿Alimentación saludable?".

Los puentes de hidrógeno son atracciones eléctricas entre las moléculas que tienen enlaces covalentes polares o dentro de éstas

Debido a la naturaleza polar de sus enlaces covalentes, las moléculas polares cercanas, como las del agua, se atraen mutuamente. Los átomos de oxígeno de algunas moléculas de agua, al tener carga parcial negativa, atraen a los átomos de hidrógeno con carga parcial positiva de otras moléculas de agua cercanas. Tal atracción eléctrica se denomina **puente de hidrógeno** (**FIGURA 2-10**). Al igual que los niños que se toman con las manos sudorosas en un día caluroso, los puentes de hidrógeno individuales de agua líquida se rompen con facilidad y se vuelven a formar, permitiendo que el agua fluya con libertad. Como veremos, los puentes de hidrógeno entre las moléculas confieren al agua varias propiedades poco comunes que son indispensables para la vida en nuestro planeta.

Los puentes de hidrógeno son importantes en las moléculas biológicas. Existen en moléculas biológicas comunes, donde el hidrógeno se enlaza con el nitrógeno o con el oxígeno, como ocurre con las proteínas y el DNA. En cada caso, los enlaces covalentes polares producen una carga ligeramente positiva en un átomo de hidrógeno y una carga ligeramente negativa en el átomo de oxígeno o de nitrógeno, el cual atrae los electrones con mayor fuerza que el hidrógeno. Las partes polares resultantes de las moléculas pueden formar puentes de hidrógeno con agua, con otras moléculas biológicas o con partes polares de la misma molécula. Aunque los puentes de hidrógeno individuales son muy débiles en relación con los enlaces iónicos o covalentes, muchos de ellos, juntos, adquieren una fuerza considerable. Como veremos en el capítulo 3, los puentes de hidrógeno juegan un papel fundamental en la formación de las estructuras tridimensionales en las proteínas. En el capítulo 9 descubriremos su importancia para el DNA.

2.3 ¿POR QUÉ EL AGUA ES TAN IMPORTANTE PARA LA VIDA?

Como señaló en forma tan elocuente el naturalista Loren Eiseley: "Si hay magia en este planeta, está contenida en el agua." El agua es extraordinariamente abundante en la Tierra, tiene propiedades poco comunes y es tan esencial para la vida que merece un estudio especial. Es muy probable que la vida haya surgido en las aguas de la Tierra primitiva. Los organismos vivos aún contienen entre un 60 y un 90% de agua, y toda la vida depende de manera estrecha de las propiedades del agua. ¿Por qué el agua es tan indispensable para la vida?

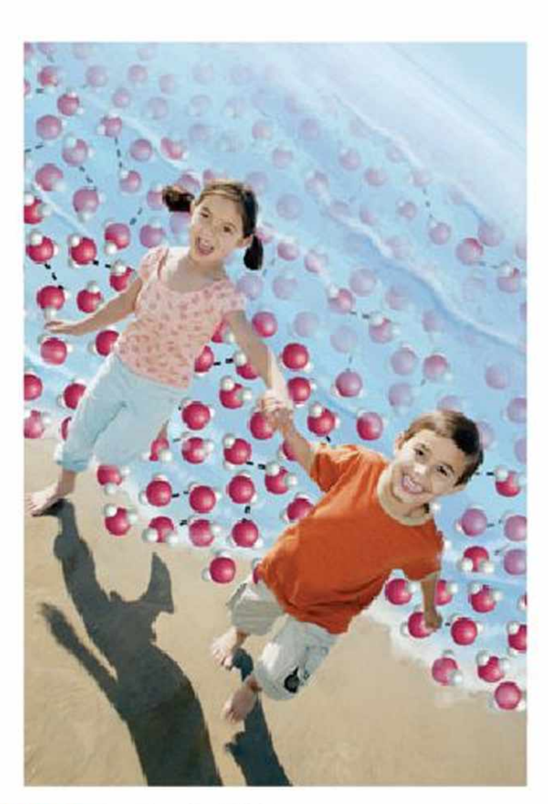


FIGURA 2-10 Puentes de hidrógeno
Al igual que los niños que se toman con las manos sudorosas, las cargas parciales en diferentes partes de las moléculas de agua producen fuerzas de atracción débiles llamadas *puentes de hidrógeno* (líneas punteadas) entre los átomos de oxígeno y de hidrógeno en moléculas de agua contiguas. Conforme el agua fluye, dichos puentes se rompen y se vuelven a formar una y otra vez.

El agua interactúa con muchas otras moléculas

El agua interviene en muchas de las reacciones químicas que ocurren en las células vivas. El oxígeno que las plantas verdes liberan al aire se extrae del agua durante la fotosíntesis. Al elaborar una proteína, una grasa, un ácido nucleico o un azúcar, nuestro cuerpo produce agua; en cambio, cuando nuestro cuerpo digiere las proteínas, las grasas y los azúcares de los alimentos que comemos, se utiliza agua en las reacciones. ¿Por qué el agua es tan importante en las reacciones químicas biológicas?

El agua es un excelente **disolvente**, es decir, puede disolver una amplia gama de sustancias, como proteínas, sales y azúcares. El agua u otros disolventes que contienen sustancias disueltas forman *soluciones*. Recuerda que un cristal de sal de mesa se mantiene unido por la atracción eléctrica entre los iones sodio positivos y los iones cloruro negativos (véase la figura 2-4c). Puesto que el agua es una molécula polar, tiene polos tanto positivos como negativos. Si un cristal de sal se introduce en agua, los extremos de hidrógeno con carga positiva de las moléculas de agua sienten atracción por los iones cloruro con carga negativa y los rodean, en tanto que los polos de oxígeno de las moléculas de agua con carga negativa sienten atracción por los iones sodio positivos y los rodean.

ENLACES CON LA VIDA ¿Alimentación saludable?

Las frutas y las verduras, en especial las de colores amarillo, anaranjado o rojo, no sólo contienen vitaminas C y E, sino también otros antioxidantes; pero, ¿sabías que el chocolate (**FIGURA E2-2**), a veces considerado una "delicia pecaminosa" y a menudo una fuente de culpabilidad por quienes se dan el gusto de disfrutarlo, contiene antioxidantes y podría considerarse un alimento saludable? Aun cuando es extremadamente difícil realizar estudios controlados sobre los efectos de los antioxidantes en la dieta del ser humano, hay evidencia de que las dietas altas en antioxidantes pueden ser benéficas. La baja incidencia de enfermedades cardiacas entre los franceses (muchos de los cuales ingieren una dieta relativamente alta en grasas), por ejemplo, se ha atribuido parcialmente a los antioxidantes en el vino que su población consume de modo regular. Los franceses también ingieren más frutas y verduras que los estadounidenses (excepto las papas a la francesa atiborradas de grasa que se consumen más en Estados Unidos que en Francia). Los suplementos antioxidantes abundan en los catálogos de nutrición y en las tiendas de productos básicos y alimentos saludables.

Ahora, por asombroso que parezca, ¡los investigadores nos han dado un pretexto para comer chocolate sin sentirnos culpables! El polvo de cocoa (el polvo amargo y oscuro que se elabora con las semillas que hay en las vainas de cacao; véase la figura E2-2) contiene altas concentraciones de *flavonoides*, que son potentes antioxidantes y se relacionan químicamente con los que tiene el vino. No se han realizado estudios para determinar si un consumo elevado de chocolate reduce el riesgo de padecer cáncer o enfermedades del corazón, pero sin duda no faltarán voluntarios para tales investigaciones. Es importante tomar en cuenta que los chocolates más pecaminosamente deliciosos contienen altas cantidades de grasa y azúcar, y el hecho de engordar por darse el gusto de demasiados chocolates podría contrarrestar cualesquiera efectos positivos del polvo de cocoa puro. No obstante, ¡los "chocoadictos" esbeltos tienen buenos motivos para relajarse y disfrutar!



FIGURA E2-2 Chocolate
El polvo de cocoa se obtiene de las semillas de cacao contenidas en las vainas del cacao (imagen en recuadro), que crecen en árboles de las regiones tropicales del Continente Americano.

Cuando las moléculas de agua envuelven los iones sodio y cloruro, y les impiden interactuar, los iones se separan del cristal y se pierden en el agua; entonces, la sal se disuelve (**FIGURA 2-11**).

El agua también disuelve moléculas que se mantienen unidas por enlaces covalentes polares. Sus polos positivo y negativo son atraídos hacia regiones con carga opuesta de las moléculas de la sustancia que se está disolviendo. Los iones y las moléculas polares se llaman **hidrofílicos** (del griego, "que aman el agua") por la atracción eléctrica que experimentan hacia las moléculas de agua. Muchas moléculas biológicas, entre ellas los azúcares y los aminoácidos, son hidrofílicas y se disuelven fácilmente en agua. El agua también disuelve gases no polares como el oxígeno y el dióxido de carbono. Estas moléculas son lo suficientemente pequeñas como para ajustarse en los espacios entre las moléculas de agua, sin alterar sus puentes de hidrógeno. Los peces que nadan bajo el hielo en un lago congelado dependen del oxígeno que se disolvió antes de que se formara el hielo y liberan CO_2 en el agua, donde se disuelve. Al disolver tan amplia variedad de moléculas, la sustancia acuosa contenida en las células brinda un ambiente apropiado para las incontables reacciones químicas que son indispensables para la vida.

Las moléculas más grandes con enlaces covalentes no polares por lo regular no se disuelven en agua; en consecuencia, se conocen como **hidrofóbicas** ("que temen al agua"). No obs-

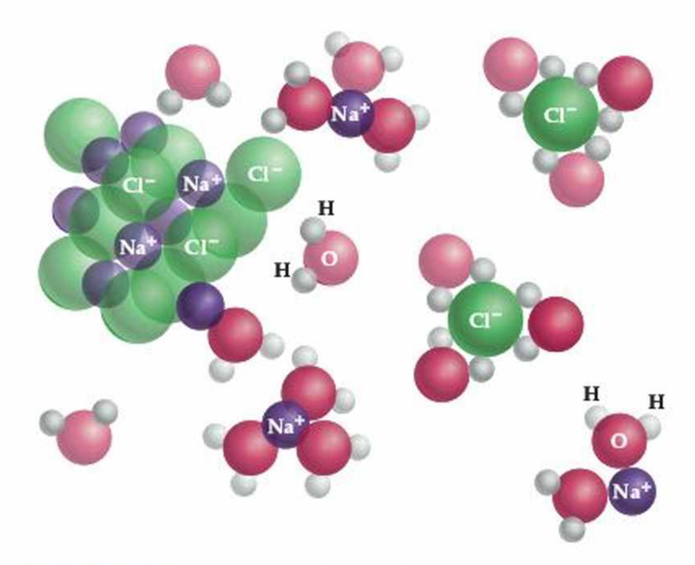


FIGURA 2-11 El agua como disolvente
Cuando un cristal de sal se introduce en agua, ésta rodea los iones sodio y cloruro con los polos de carga opuesta de sus moléculas. Los iones se dispersan conforme las moléculas de agua que los rodean los aíslan de la atracción de otras moléculas, y el cristal se disuelve gradualmente.



FIGURA 2-12 El agua y el aceite no se mezclan
Se vertió aceite amarillo en este vaso de precipitados con agua y el aceite sube hacia la superficie. El aceite flota porque es más ligero que el agua y forma gotitas debido a que es una molécula no polar hidrofóbica, la cual no es atraída hacia las moléculas polares del agua.



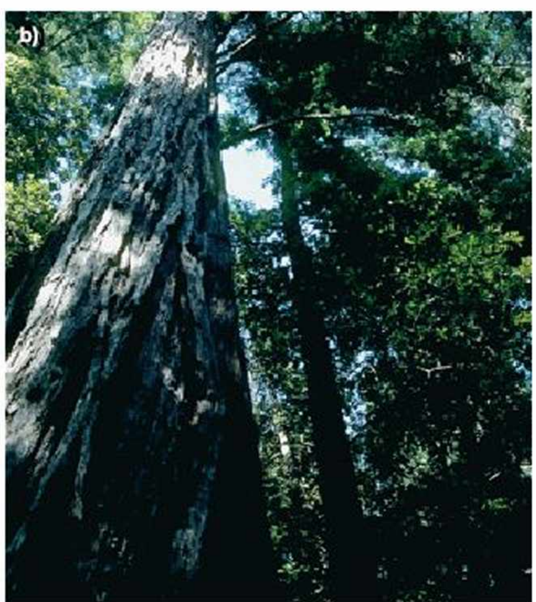


FIGURA 2-13 Cohesión entre moléculas de agua
a) Manteniéndose a flote gracias a la tensión superficial, la araña pescadora corre sobre el agua para atrapar un insecto. ***b)*** En las secuoyas gigantes, la cohesión mantiene juntas las moléculas de agua en hilos continuos, que van de las raíces a las hojas más altas, las cuales pueden alcanzar hasta 90 metros de altura.

tante, el agua ejerce un efecto importante sobre tales moléculas. Los aceites, por ejemplo, forman glóbulos cuando se vierten en agua (**FIGURA 2-12**) como en un caldo de pollo.

Las moléculas de aceite en el agua rompen la formación de puentes de hidrógeno entre moléculas de agua contiguas. Cuando una molécula de aceite encuentra a otras en agua, sus superficies no polares se juntan, rodeadas por moléculas de agua, que forman puentes de hidrógeno entre sí, pero no con el aceite. Por ello, las moléculas de aceite se mantienen juntas formando gotitas. Puesto que el aceite es más ligero que el agua, esas gotitas flotan en la superficie del agua. La tendencia de las moléculas de aceite a agruparse en el agua se describe como una **interacción hidrofóbica**. Como veremos en el capítulo 5, las membranas de las células vivas deben gran parte de su estructura a interacciones hidrofóbicas.

Las moléculas de agua tienden a mantenerse unidas

Además de interactuar con otras moléculas, las moléculas de agua interactúan entre sí. Como los puentes de hidrógeno interconectan moléculas de agua, el agua líquida tiene gran **cohesión**; es decir, las moléculas de agua tienden a mantenerse juntas. La cohesión entre las moléculas de agua en la superficie del líquido produce **tensión superficial**, que es la tendencia de la superficie del agua a resistir sin romperse. Si alguna vez has caído de "panzazo" en una alberca, descubriste en carne propia la fuerza de la tensión superficial. Ésta puede sostener hojas caídas, así como a algunas arañas, a ciertos insectos acuáticos (**FIGURA 2-13A**) e incluso a un lagarto basilisco corredor.

Un papel más importante de la cohesión del agua para la vida se observa en las plantas terrestres. Puesto que las plantas absorben agua por la raíz, ¿cómo llega a las partes que están arriba del suelo, en especial si se trata de una secuoya de 100 metros de altura (**FIGURA 2-13B**)? Las hojas tiran de las moléculas de agua, llenando diminutos tubos que conectan las hojas, el tronco y las raíces. Las moléculas de agua que se evaporan de las hojas tiran del agua haciéndola subir por los tubos, como si fuera una cadena de la que se tira desde arriba. El sistema funciona porque los puentes de hidrógeno que unen las moléculas del agua son más fuertes que el peso del agua en los tubos (aunque llegue a 100 metros de altura); así, no se rompe la "cadena" de agua. Sin la cohesión del agua, no habría plantas terrestres como las conocemos y la evolución de la vida terrestre sin duda habría seguido un camino muy distinto. Ya sea la sensación de ardor que produce un "panzazo", la capacidad de un lagarto para correr sobre el agua o la subida de ésta por un árbol, la causa de todo ello son los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua.

El agua tiene otra propiedad, la *adhesión*, que es su tendencia a pegarse a superficies polares con cargas pequeñas que atraen a las moléculas polares del agua. La adhesión ayuda al agua a moverse dentro de espacios pequeños, como los delgados tubos de las plantas que llevan agua de la raíz a las hojas. Si metemos en agua el extremo de un tubo de vidrio angosto, el agua recorrerá una distancia corta hacia arriba por el tubo. Si ponemos algo de agua en un florero de vidrio muy

delgado o en un tubo de ensayo, veremos que la superfice es curva; el agua busca subir por las paredes del vidrio por su adhesión a la superficie del vidrio y por la cohesión entre las moléculas de agua.

Las soluciones en agua pueden ser ácidas, básicas y neutras

Aunque el agua en general se considera un compuesto estable, una pequeña fracción de moléculas de agua se ioniza; es decir, se dividen en iones hidrógeno (H^+) y en iones hidróxido (OH^-) (**FIGURA 2-14**).

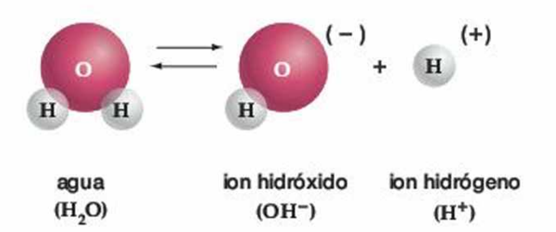


FIGURA 2-14 Algunas moléculas de agua se ionizan.

Un ion hidróxido tiene carga negativa porque ha ganado un electrón del átomo de hidrógeno. Al perder un electrón, el átomo de hidrógeno se convierte en un ion hidrógeno con carga positiva. El agua pura contiene concentraciones iguales de iones hidrógeno y de iones hidróxido.

Sin embargo, en muchas soluciones las concentraciones de H^+ y de OH^- no son iguales. Si la concentración de H^+ excede la concentración de OH^-, la solución es **ácida**. Un **ácido** es una sustancia que libera iones hidrógeno cuando se disuelve en agua. Por ejemplo, si añadimos ácido clorhídrico (HCl) al agua pura, casi todas las moléculas de HCl se separarán para formar iones H^+ y Cl^-. Por lo tanto, la concentración de H^+ excederá significativamente la concentración de OH^- y la solución resultante será ácida. Muchas sustancias ácidas, como el jugo de limón y el vinagre, tienen un sabor amargo. Ello se debe a que los receptores de sabor amargo en la lengua se han especializado para responder al exceso de H^+.

Si la concentración de OH^- es mayor, la solución será **básica**. Una base es una sustancia que se combina con iones hidrógeno, con lo cual reduce su número. Por ejemplo, si agregamos hidróxido de sodio (NaOH) al agua, las moléculas de NaOH se dividirán en iones Na^+ y OH^-. Los OH^- se combinan con H^+ y reducen su número; entonces la solución será básica.

El grado de acidez se expresa en la **escala de pH** (**FIGURA 2-15**), en la que el valor 7 se asigna a la neutralidad (cantidades iguales de H^+ y OH^-). El agua pura, con concentraciones iguales de H^+ y OH^-, tiene un pH de 7. Los ácidos tienen un pH menor que 7; y las bases, uno mayor que 7. Cada unidad de la escala de pH representa un cambio de 10 veces en la concentración de H^+. Así, una bebida de cola con un pH de 3 tiene una concentración de H^+ 10,000 veces mayor que la del agua, cuyo valor de pH es 7.

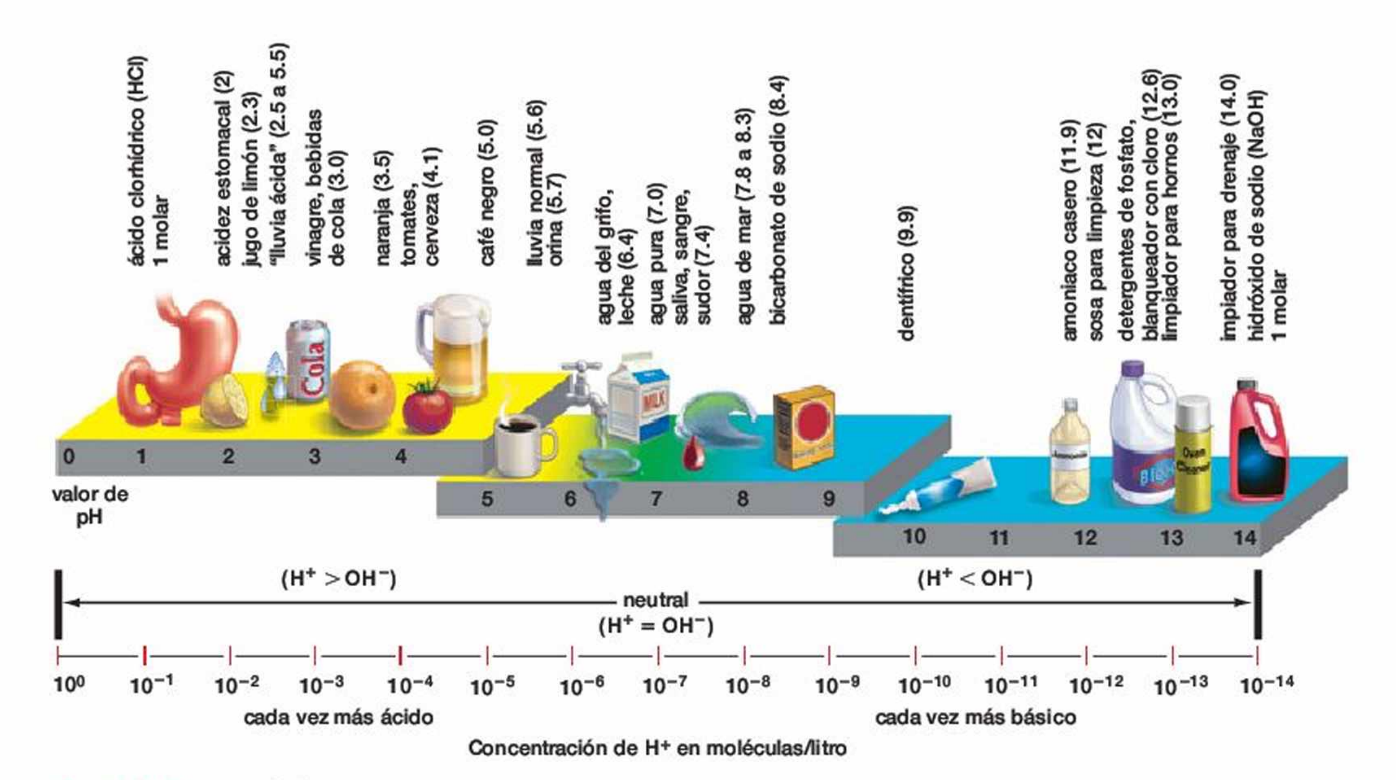


FIGURA 2-15 La escala de pH
La escala de pH refleja la concentración de iones hidrógeno en una solución. El pH (escala superior) es el valor negativo de la concentración de H^+ (escala inferior). Cada unidad de la escala representa un cambio de 10 veces. El jugo de limón, por ejemplo, es cerca de 10 veces más ácido que el jugo de naranja, en tanto que las lluvias ácidas más graves e intensas en el noreste de Estados Unidos son casi 1000 veces más ácidas que la lluvia normal. Con la excepción del interior de nuestro estómago, casi todos los fluidos del cuerpo humano están ajustados con gran precisión a un pH de 7.4.

Los amortiguadores ayudan a mantener las soluciones en un pH relativamente constante

En casi todos los mamíferos, incluidos los seres humanos, tanto el interior de la célula (citoplasma) como los fluidos que la bañan son casi neutros (pH de entre 7.3 y 7.4). Aumentos o disminuciones pequeños en el pH podrían causar cambios drásticos tanto en la estructura como en el funcionamiento de las moléculas biológicas, provocando la muerte de algunas células o de todo el organismo. No obstante, las células vivas bullen con reacciones químicas que captan o generan H^+. ¿Cómo, entonces, el pH se mantiene generalmente constante? La respuesta radica en los muchos amortiguadores que se encuentran en los organismos vivos. Un **amortiguador** (*buffer*) es un compuesto que tiende a mantener una solución a un pH constante captando o liberando H^+, en respuesta a cambios pequeños en la concentración de H^+. Si aumenta la concentración de H^+, los amortiguadores se combinan con ellos; si disminuye la concentración de H^+, los amortiguadores liberan H^+. De manera que la concentración de H^+ vuelve a su nivel original. Entre los amortiguadores que suelen hallarse en los organismos vivos están el bicarbonato (HCO_3^-) y el fosfato ($H_2PO_4^-$ y HPO_4^{2-}); ambos pueden aceptar o liberar H^+, dependiendo de las circunstancias. Si la sangre se vuelve demasiado ácida, por ejemplo, el bicarbonato acepta H^+ para formar ácido carbónico:

$$\underset{\text{(bicarbonato)}}{HCO_3^-} + \underset{\text{(ion hidrógeno)}}{H^+} \rightarrow \underset{\text{(ácido carbónico)}}{H_2CO_3}$$

Si la sangre se vuelve demasiado básica, el ácido carbónico libera iones hidrógeno, los cuales se combinan con los iones hidróxido en exceso para formar agua:

$$\underset{\text{(ácido carbónico)}}{H_2CO_3} + \underset{\text{(ion hidróxido)}}{OH^-} \rightarrow \underset{\text{(bicarbonato)}}{HCO_3^-} + \underset{\text{(agua)}}{H_2O}$$

En ambos casos, el resultado es que el pH de la sangre se mantiene cerca de su valor normal.

El agua modera los efectos de los cambios de temperatura

Nuestro cuerpo y los cuerpos de otros organismos sólo pueden sobrevivir dentro de un intervalo de temperaturas limitado. Como veremos en el capítulo 6, las temperaturas elevadas llegan a dañar enzimas que dirigen las reacciones químicas indispensables para la vida. Las temperaturas bajas también son peligrosas, porque la acción de las enzimas se vuelve más lenta conforme desciende la temperatura. Las temperaturas bajo cero dentro del cuerpo suelen ser mortales, porque los cristales de hielo pueden romper las células. Por fortuna, el agua tiene propiedades importantes que moderan los efectos de los cambios de temperatura. Tales propiedades ayudan a mantener los cuerpos de los organismos dentro de límites de temperatura tolerables. Además, los lagos grandes y los océanos ejercen un efecto moderador sobre el clima de las tierras colindantes, las hacen menos frías en invierno y más frescas en verano.

Calentar agua requiere mucha energía

La energía necesaria para elevar en 1°C la temperatura de un gramo de una sustancia es su *calor específico*. A causa de su naturaleza polar y sus puentes de hidrógeno, el agua tiene un calor específico muy alto y, por lo tanto, modera los cambios de temperatura. La temperatura refleja la rapidez de las moléculas; cuanto más alta sea la temperatura, mayor será su rapidez promedio. En términos generales, si en un sistema ingresa energía en forma de calor, las moléculas de ese sistema se moverán más rápidamente y se incrementará la temperatura del sistema. Recuerda que las moléculas de agua individuales están débilmente enlazadas entre sí mediante puentes de hidrógeno (véase la figura 2-10). Cuando entra calor en un sistema acuoso como un lago o una célula viva, gran parte de esa energía calorífica se consume inicialmente rompiendo puentes de hidrógeno, y no acelerando moléculas individuales. Por ello, se necesita más energía para calentar agua que para calentar la misma cantidad de la mayoría de las demás sustancias. Una **caloría** de energía, por ejemplo, eleva 1°C la temperatura de 1 gramo de agua; mientras que sólo se requieren 0.02 calorías para calentar a esa temperatura 1 gramo de roca común, como mármol. Así, la energía necesaria para calentar una libra de agua, es decir, 454 g (casi medio litro), tan sólo 1°C elevaría 50°C la temperatura de 454 g de roca. Por esa razón, si una lagartija desea calentarse, buscará una roca, no un charco, ya que luego de estar expuesta a la misma cantidad de calor del sol, la roca estará mucho más caliente. Puesto que el cuerpo humano es agua en su mayoría, una persona que se asolea puede absorber mucha energía térmica sin elevar demasiado la temperatura de su cuerpo (**FIGURA 2-16A**).

El agua modera las temperaturas altas y bajas

El agua modera los efectos de las temperaturas altas porque se requiere mucha energía térmica (539 calorías por gramo) para convertir agua líquida en vapor de agua. Esto también se debe a la naturaleza polar de las moléculas de agua y a los puentes de hidrógeno que se interconectan con ellas. Para que una molécula de agua se evapore, debe absorber suficiente energía para moverse con la rapidez suficiente para romper todos los puentes de hidrógeno que la unen a las demás moléculas de agua de la solución. Sólo las moléculas de agua más aceleradas, aquellas que llevan más energía, pueden romper sus puentes de hidrógeno y escapar al aire como vapor de agua. El líquido restante se enfría por la pérdida de esas moléculas de alta energía. En un caluroso día de verano, cuando los niños juguetean en torno a un rociador (aspersor) de césped y sus cuerpos se cubren de agua, hay transferencia de energía térmica de su piel al agua, la cual absorbe más energía conforme se evapora (**FIGURA 2-16B**). Cuando transpiras, al evaporarse el sudor se produce una gran pérdida de calor sin mucha pérdida de agua. El calor necesario para evaporar el agua es su *calor de vaporización* (el calor de vaporización del agua es uno de los más altos que se conocen).

Congelar agua requiere mucha energía

Por último, el agua modera los efectos de las bajas temperaturas, ya que es preciso extraer una cantidad considerablemente grande de energía de las moléculas de agua líquida, para que éstas formen la disposición cristalina precisa del hielo (véase la siguiente sección). Por ello, el agua se congela más lentamente que muchos otros líquidos a una temperatura dada y cede más calor al ambiente al hacerlo. Esta propiedad de una sustancia es su *calor de fusión*, el cual es muy alto en el caso del agua.

El agua forma un sólido singular: El hielo

El agua se convierte en sólido después de una exposición prolongada a temperaturas por debajo de su punto de congela-


a)


b)

FIGURA 2-16 El alto calor específico y el calor de vaporización del agua influyen en la conducta humana
a) Como nuestros cuerpos están compuestos en su mayoría por agua, quienes toman el sol pueden absorber mucho calor sin aumentar drásticamente su temperatura corporal, como resultado del elevado calor específico del agua. *b)* El alto calor de vaporización del agua (enfriamiento por evaporación) y el calor específico, en conjunto, hacen que el agua sea un refrigerante muy efectivo para un día caluroso.

ción. Sin embargo, hasta el agua sólida se sale de lo común. Casi todos los líquidos se vuelven más densos al solidificarse; por lo tanto, como sólidos, se hunden. El hielo es un tanto peculiar porque es menos denso que el agua líquida. La disposición regular de las moléculas de agua en cristales de hielo (FIGURA 2-17) las mantiene más alejadas de lo que están en la fase líquida, donde están más revueltas y más cercanas entre sí; de esta manera, el hielo es menos denso que el agua.

Cuando un estanque o un lago empiezan a congelarse durante el invierno, el hielo flota y forma una capa aislante que retrasa el congelamiento del resto del agua, por lo que ofrece una superficie resbaladiza adecuada para los patinadores. Dicho aislamiento permite que los peces y otros residentes sobrevivan en el agua líquida que hay debajo. Si el hielo se hundiera, muchos de los estanques y lagos de todo el mundo se congelarían totalmente, de abajo hacia arriba, durante el invierno, lo cual mataría a los peces, a las plantas y a otros organismos subacuáticos.

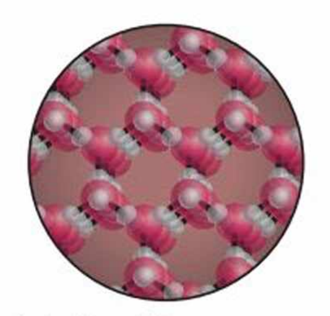


FIGURA 2-17 Agua (izquierda) y hielo (derecha)

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO CAMINANDO SOBRE EL AGUA

La mayoría de las especies que pueden caminar sobre el agua son insectos de peso sumamente ligero; el lagarto basilisco de 113 gramos es quizás el animal más pesado capaz de apoyarse sobre sus patas mientras se mueve erguido en la superficie del agua. Cuando el lagarto saltarín golpea sus patas contra la superficie del agua, la resistencia provocada por la tensión superficial expande los flequillos especiales en los dedos de las patas del lagarto, permitiendo una área superficial más grande. Conforme el lagarto se propulsa hacia adelante, balanceándose, sus patas con flequillo atrapan y empujan una burbuja de aire detrás de él. Atrapada entre la tensión superficial del agua y la pata del lagarto, la burbuja de aire actúa momentáneamente como un dispositivo de flotación, dando apoyo por una fracción de segundo, antes de que la otra pata dé el siguiente paso y repita el proceso.

Por otro lado, los patinadores sobre hielo aprovechan la flotabilidad del agua congelada. Debajo de sus patines, una comunidad completa de moradores subacuáticos se mantienen aislados y protegidos. Pero, ¿por qué el hielo es tan resbaladizo? Sorprendentemente los científicos no están seguros. Saben que las moléculas de agua en los cristales de hielo están enlazadas holgadamente entre sí. Algunos especulan que las moléculas en la superficie congelada se desplazan fácilmente entre sí cuando algo sólido se desliza sobre ellas, actuando como bola de rodamiento molecular. Otros suponen que lo resbaladizo se debe a otra propiedad única del hielo: cuando éste se comprime, se derrite. Quizá bajo la presión de los patines (o de los zapatos o las llantas) se forma una delgada capa microscópica de agua, la cual lubrica la superficie del hielo.

Piensa en esto Muchas de las propiedades únicas del agua son resultado de sus enlaces covalentes polares, los cuales permiten que las moléculas de agua formen puentes de hidrógeno entre sí. ¿Qué sucedería si las moléculas de agua tuvieran enlaces covalentes no polares? ¿Cuáles serían las implicaciones? Utilizando la información de este capítulo, elabora una lista de las formas en que tales enlaces podrían afectar las propiedades del agua y de la vida en la Tierra en general.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

2.1 ¿Qué son los átomos?

Un elemento es una sustancia que no se puede descomponer ni convertir en otras sustancias mediante procesos químicos ordinarios. La partícula más pequeña posible de un elemento es el átomo que, a la vez, se compone de un núcleo central, que contiene protones y neutrones, y de electrones fuera del núcleo. Todos los átomos de un elemento dado tienen el mismo número de protones, que es diferente del número de protones que contienen los átomos de todos los demás elementos. Los electrones están en órbita alrededor del núcleo dentro de capas de electrones, situadas a distancias específicas del núcleo y que corresponden a diferentes niveles de energía, donde éstos son mayores cuanto más alejados estén del núcleo. Los electrones en una capa de baja energía pueden absorber energía del calor, la luz o la electricidad, y saltar hacia otra capa de mayor energía. Después liberan tal energía en forma de luz y regresan a su capa original. Cada capa puede contener un número máximo fijo de electrones. La reactividad química de un átomo depende de cuántos electrones tiene en su capa de electrones más externa: el átomo alcanza su máxima estabilidad y, por lo tanto, es menos reactivo cuando su capa externa está completamente llena.

Web tutorial 2.1 Estructura atómica y enlace químico

2.2 ¿Cómo interactúan los átomos para formar moléculas?

Los átomos pueden combinarse para formar moléculas. Las fuerzas que mantienen a los átomos unidos en moléculas se conocen como *enlaces químicos*. Los átomos que han perdido o ganado electrones son partículas con carga positiva o negativa llamados iones. Los enlaces iónicos son atracciones eléctricas entre iones cargados, que los mantienen unidos en cristales. Cuando dos átomos comparten electrones, se forman enlaces covalentes. En un enlace covalente no polar, los dos átomos comparten los electrones de forma equitativa. En un enlace covalente polar, un átomo podría atraer al electrón con mayor fuerza que el otro; en tal caso, el átomo con mayor atracción tiene una pequeña carga negativa, y el átomo con atracción más débil tiene una pequeña carga positiva. Algunos enlaces covalentes polares dan origen a puentes de hidrógeno, la atracción entre regiones cargadas de moléculas polares individuales o partes distantes de una molécula polar grande.

2.3 ¿Por qué el agua es tan importante para la vida?

El agua interactúa con muchas otras moléculas y disuelve distintas sustancias polares y con carga. El agua obliga a las sustancias no polares, como las grasas, a adoptar ciertos tipos de organización física. El agua interviene en reacciones químicas. Las moléculas de agua mantienen una cohesión interna entre sí gracias a los puentes de hidrógeno. Debido a sus altos calor específico, calor de vaporización y calor de fusión, el agua ayuda a mantener una temperatura relativamente estable ante las amplias fluctuaciones de la temperatura ambiente.

Web tutorial 2.2 Introducción a las propiedades del agua

Web tutorial 2.3 Calor específico del agua

TÉRMINOS CLAVE

acídico *pág. 31*
ácido *pág. 31*
amortiguador (*buffer*) *pág. 32*
antioxidante *pág. 28*
átomo *pág. 22*
base *pág. 31*
básica *pág. 31*
caloría *pág. 32*
capa de electrones *pág. 22*
cohesión *pág. 30*
compuesto *pág. 23*
disolvente *pág. 28*
electrón *pág. 22*
elemento *pág. 22*
enlace covalente *pág. 26*
enlace covalente no polar *pág. 26*
enlace covalente polar *pág. 27*
enlace iónico *pág. 26*
enlace químico *pág. 25*
escala de pH *pág. 31*
hidrofílico *pág. 29*
hidrofóbico *pág. 29*
interacción hidrofóbica *pág. 30*
ion *pág. 26*
isótopo *pág. 22*
molécula *pág. 23*
neutrón *pág. 22*
núcleo atómico *pág. 22*
número atómico *pág. 22*
protón *pág. 22*
puente de hidrógeno *pág. 28*
radiactivo *pág. 22*
radical libre *pág. 27*
reacción química *pág. 25*
tensión superficial *pág. 30*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. ¿Cuáles son los seis elementos más abundantes en los organismos vivos?
2. Explica la diferencia entre átomos y moléculas; entre elementos y compuestos, y entre protones, neutrones y electrones.
3. Compara los enlaces covalentes y los enlaces iónicos.
4. ¿Por qué el agua puede absorber gran cantidad de calor sin que su temperatura se incremente demasiado?
5. Describe cómo el agua disuelve una sal. ¿Cómo se compara este fenómeno con el efecto del agua sobre una sustancia hidrofóbica como el aceite de maíz?
6. Define *ácido*, *base* y *amortiguador*. ¿Los amortiguadores cómo reducen los cambios de pH cuando se agregan iones hidrógeno o iones hidróxido a una solución? ¿Por qué este fenómeno es importante en los organismos?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Las grasas y los aceites no se disuelven en agua; en cambio, las moléculas polares e iónicas sí se disuelven fácilmente en agua. Los detergentes y jabones limpian porque dispersan las grasas y los aceites en agua para que se eliminen al enjuagarse. Con base en lo que sabes sobre la estructura del agua y la naturaleza hidrofóbica de las grasas, ¿qué estructuras químicas generales (por ejemplo, partes polares o no polares) debe tener un jabón o un detergente? ¿Por qué?
2. ¿Qué efecto tendría sobre la vida acuática que la densidad del hielo fuera mayor que la del agua líquida? ¿Qué impacto tendría ello sobre los organismos terrestres?
3. ¿Cómo ayuda el sudor a regular la temperatura de tu cuerpo? ¿Por qué nos sentimos más acalorados e incómodos en un día caluroso y húmedo que en un día caluroso y seco?
4. ¿En general, los radicales libres se forman cuando los animales utilizan oxígeno para metabolizar el azúcar para elaborar moléculas de alta energía. Un investigador de la Universidad del Estado de Pensilvania, Ross Hardison, manifestó elocuentemente lo siguiente: "Tener el oxígeno bajo control mientras lo utilizamos en la producción de energía ha sido uno de los mayores compromisos contraídos en la evolución de la vida en nuestro planeta". ¿Qué quiso decir con esto? (Quizá quieras regresar a esta pregunta después de estudiar el capítulo 8).

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Eiseley, L. *The Inmense Journey*. Nueva York: Vintage Books, 1957. Una interesante serie de ensayos realizados por un reconocido naturalista y escritor.

Glasheen, J. W. y McMahon, T. A. "Running on Water". *Scientific American*, septiembre de 1997. Contesta la pregunta: "¿Cómo corre el lagarto basilisco sobre el agua?"

Matthews, R. "Water: The Quantum Elixir". *New Scientist*, 8 de abril de 2006. Para saber cuáles son las propiedades únicas del agua que la hacen tan indispensable para la vida en nuestro planeta.

Raloff, J. "Chocolate Hearts". *Science News*, 18 de marzo de 2000. Describe investigaciones recientes que indican que el chocolate tiene un alto contenido de antioxidantes.

Storey, K. B. y Storey, J. M. "Frozen and Alive". *Scientific American*, diciembre de 1990. Al iniciar la formación de hielo aquí, suprimirla allá y abastecer sus células con moléculas anticongelantes, algunos animales (entre ellos ciertos lagartos y ranas) pueden sobrevivir con 60% de su agua corporal congelada.

Woodley, R. "The Physics of Ice". *Discover*, junio de 1999. El hielo es un sólido tan complejo que los investigadores aún no están seguros de exactamente por qué actúa de la manera en que lo hace.

CAPÍTULO

3 Moléculas biológicas



En Corea del Sur se le realizan pruebas a la carne para determinar su origen, luego de que se descubriera un caso de la enfermedad de las vacas locas en ganado proveniente de Estados Unidos.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Proteínas misteriosas

3.1 ¿Por qué el carbono es tan importante en las moléculas biológicas?

3.2 ¿Cómo se sintetizan las moléculas orgánicas?

Las moléculas biológicas se unen o se desintegran agregando o eliminando agua

3.3 ¿Qué son los carbohidratos?

Hay diversos monosacáridos con estructuras ligeramente distintas

Enlaces con la vida: ¿Alimentos sintéticos?

Los disacáridos consisten en dos azúcares simples que se enlazan mediante síntesis por deshidratación

Los polisacáridos son cadenas de azúcares simples

3.4 ¿Qué son los lípidos?

Los aceites, las grasas y las ceras son lípidos que sólo contienen carbono, hidrógeno y oxígeno

Los fosfolípidos tienen "cabezas" solubles en agua y "colas" insolubles en agua

Los esteroides consisten en cuatro anillos de carbono fusionados

Guardián de la salud: El colesterol, aliado y enemigo

3.5 ¿Qué son las proteínas?

Las proteínas se forman a partir de cadenas de aminoácidos

Los aminoácidos se unen para formar cadenas mediante síntesis por deshidratación

Una proteína puede tener hasta cuatro niveles de estructura

Las funciones de las proteínas están ligadas a sus estructuras tridimensionales

De cerca: Un asunto peliagudo

3.6 ¿Qué son los ácidos nucleicos?

El DNA y el RNA (las moléculas de la herencia) son ácidos nucleicos

Otros nucleótidos actúan como mensajeros intracelulares y portadores de energía

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Proteínas misteriosas



ESTUDIO DE CASO PROTEÍNAS MISTERIOSAS

"¿SABES, LISA?, CREO QUE hay algo mal en mí", dijo a su hermana la joven de 22 años llena de energía y ganadora de una beca. Era 2001 y Charlene había vivido en Estados Unidos por nueve años cuando comenzó a perder la memoria y a experimentar repentinos cambios de humor. Durante el siguiente año, sus síntomas empeoraron; las manos de Charlene temblaban, sufría ataques incontrolables en los que se mordía y se golpeaba, y se volvió incapaz de caminar. Charlene era víctima de la "enfermedad de las vacas locas", que contrajo casi 10 años atrás, cuando vivía en Inglaterra. En junio de 2004, luego de haber estado postrada en cama y de ser incapaz de poder deglutir alimentos durante dos años, Charlene se convirtió en el primer residente de Estados Unidos que murió de la variante de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (vCJD), la forma humana del mal de las vacas locas (encefalopatía espongiforme bovina o BSE). El intimidante nombre científico de la enfermedad de las vacas locas se refiere a la apariencia esponjosa de los cerebros de las vacas infectadas, vistos bajo el microcopio. Los cerebros de las víctimas humanas de vCJD, por lo general adultos jóvenes, también terminan afectados por agujeros microscópicos. En los seres humanos la enfermedad se llama así porque se parece a una afección detectada desde hacía tiempo, llamada Creutzfeldt-Jakob (CJD). Tanto la CJD como la vCJD son enfermedades mortales.

¿Por qué el ganado comenzó a morir súbitamente de BSE? Durante siglos, se supo que las ovejas sufrían de una "encefalopatía espongiforme" llamada tembladera (o *scrapie*), que no se transmitía a los seres humanos ni a otro tipo de ganado. Como los síntomas de la BSE se parecen notablemente a los de la tembladera, los científicos piensan que una forma mutante de ésta se volvió capaz de infectar al ganado, quizás a principios de la década de 1980. La práctica, que desde entonces se eliminó, de alimentar al ganado con huesos y complementos proteínicos derivados de ovejas y de otro tipo de animales probablemente transmitió la forma mutante de la tembladera de las ovejas al ganado vacuno. Desde que la BSE se identificó por primera vez en Inglaterra en 1986, se ha diagnosticado a más de 180,000 cabezas de ganado con la enfermedad; se sacrificaron millones de ejemplares y sus cuerpos se incineraron como medida sanitaria. No fue sino hasta mediados de la década de 1990, por el tiempo en que el brote de la enfermedad logró controlarse, que los oficiales reconocieron que la afección podría transmitirse a los seres humanos que ingirieran carne de ganado infectado. Aunque es probable que millones de personas hayan comido carne de reses infectadas antes de que se reconociera el peligro, sólo unas 155 personas han muerto de vCJD en el mundo. No hay evidencia de transmisión entre seres humanos, excepto por transfusión sanguínea o por donación de órganos de una persona infectada.

Las enfermedades infecciosas mortales son comunes, así que, ¿por qué la enfermedad de las vacas locas intriga tanto a los científicos? A principios de la década de 1980, el doctor Stanley Prusiner, un investigador de la Universidad de California en San Francisco, sorprendió a la comunidad científica al mostrar evidencia de que una proteína sin material genético era la causa de la tembladera, y de que esta proteína podía transmitir la enfermedad a animales en experimentos de laboratorio. Duplicó las proteínas infecciosas llamadas "priones", un término formado por la contracción del nombre "partículas proteicas infecciosas". Como hasta entonces no se había identificado ningún agente infeccioso que careciera de material genético (DNA o RNA), los científicos analizaron los hallazgos de Prusiner con un enorme escepticismo.

¿Qué son las proteínas? ¿En qué difieren del DNA y del RNA? ¿Cómo es que una proteína que carece de material hereditario puede infectar a otro organismo y luego multiplicarse, para dar como resultado una enfermedad?

3.1 ¿POR QUÉ EL CARBONO ES TAN IMPORTANTE EN LAS MOLÉCULAS BIOLÓGICAS?

Probablemente en el supermercado hayas visto "frutas y verduras orgánicos". Para un químico, tal frase es redundante, ya que todos los vegetales son orgánicos porque están hechos de moléculas biológicas. En química, el término **orgánico** describe las moléculas que tienen una estructura de carbono y que además contienen algunos átomos de hidrógeno. La palabra *orgánico* se deriva de la capacidad de los *organismos* vivos para sintetizar y utilizar este tipo general de moléculas. Entre las moléculas **inorgánicas** están el dióxido de carbono y todas las moléculas que no tienen carbono, como el agua y la sal.

La versatilidad del átomo de carbono es la clave para tener el extenso surtido de moléculas orgánicas, lo cual, a la vez, permite la diversidad de estructuras en los organismos simples e incluso en las células individuales. Un átomo de carbono tiene cuatro electrones en su capa más externa, donde caben ocho. Por ello, un átomo de carbono puede volverse estable al enlazarse con hasta otros cuatro átomos y así formar enlaces dobles o triples. Las moléculas que tienen muchos átomos de carbono pueden adoptar formas complejas como cadenas, ramificaciones y anillos: la base de una extraordinaria diversidad de moléculas.

Sin embargo, las moléculas orgánicas son algo más que estructuras complicadas de átomos de carbono. Al esqueleto de carbono se unen grupos de átomos, llamados **grupos funcionales**, los cuales determinan las características y la reactividad química de las moléculas. Estos grupos funcionales son mucho menos estables que el esqueleto de carbono y es más probable que participen en las reacciones químicas. Los grupos funcionales comunes que se hallan en moléculas biológicas se presentan en la **tabla 3-1**.

La similitud entre las moléculas orgánicas de todas las formas de vida es consecuencia de dos características principales: el uso del mismo conjunto básico de grupos funcionales en prácticamente todas las moléculas orgánicas en todos los tipos de organismos, y el uso del "enfoque modular" para sintetizar moléculas orgánicas grandes.

3.2 ¿CÓMO SE SINTETIZAN LAS MOLÉCULAS ORGÁNICAS?

En principio, hay dos formas de crear una molécula grande y compleja: por la combinación de átomos uno tras otro, según un plan muy detallado; o el ensamble, con antelación, de moléculas más pequeñas que luego se unen. Así como los trenes se forman acoplando locomotoras a diversos vagones, la vida también adopta el enfoque modular.

Las moléculas orgánicas pequeñas (como la glucosa) se emplean como subunidades que se combinan para formar moléculas más largas (como el almidón), al igual que con los vagones de un tren. Las subunidades individuales se conocen

Tabla 3-1 Grupos funcionales importantes en las moléculas biológicas

Grupo	Estructura	Propiedades	Se encuentra en
Hidrógeno (—H)	—H	Polar o no polar, dependiendo del átomo de hidrógeno al que se enlace; interviene en las reacciones de deshidratación y de hidrólisis	Casi todas las moléculas orgánicas
Hidroxilo (—OH)	—O—H	Polar; interviene en las reacciones de deshidratación y de hidrólisis	Carbohidratos, ácidos nucleicos, alcoholes, algunos ácidos y esteroides
Carboxilo (—COOH)	—C(=O)—O—H	Ácido; interviene en enlaces peptídicos	Aminoácidos, ácidos grasos
Amino (—NH_2)	—N(H)—H	Básico; podría unirse a un H^+ adicional y así adquirir carga positiva; interviene en enlaces peptídicos	Aminoácidos, ácidos nucleicos
Fosfato (—H_2PO_4)	—O—P(=O)(O—H)—O—H	Ácido; enlaza nucleótidos en los ácidos nucleicos; grupo portador de energía en ATP	Ácidos nucleicos, fosfolípidos
Metilo (—CH_3)	—C(H)(H)—H	No polar; tiende a hacer hidrofóbicas a las moléculas	Muchas moléculas orgánicas; muy común en lípidos

como **monómeros** (de las palabras griegas que significan "una parte"); las cadenas largas de monómeros se llaman **polímeros** ("muchas partes").

Las moléculas biológicas se unen o se desintegran agregando o eliminando agua

En el capítulo 2 aprendiste algunas de las razones por las que el agua es tan indispensable para la vida. No obstante, el agua juega un papel central en las reacciones que descomponen moléculas biológicas para liberar subunidades que el cuerpo pueda utilizar. Además, cuando se sintetizan moléculas biológicas complejas en el cuerpo, a menudo se genera agua como subproducto.

Las subunidades que constituyen moléculas biológicas grandes casi siempre se enlazan mediante una reacción química denominada **síntesis por deshidratación** (literalmente, "formar eliminando agua"). En una síntesis por deshidratación, se elimina un ion hidrógeno (H^+) de una subunidad y también se elimina un ion hidroxilo (OH^-) de una segunda subunidad, para crear así vacíos en las capas de electrones externas en los átomos de ambas subunidades. Esos vacíos se llenan compartiendo electrones entre las subunidades, para generar un enlace covalente que las una. Después, los iones hidrógeno e hidroxilo se combinan para formar una molécula de agua (H_2O) (**FIGURA 3-1**).

Síntesis por deshidratación

HO—OH + HO—OH → HO—O—OH + H_2O

FIGURA 3-1 Síntesis por deshidratación

La reacción inversa, llamada **hidrólisis** ("romper con agua") divide la molécula y de esta manera la regresa a sus subunidades originales (**FIGURA 3-2**).

Hidrólisis

HO—O—OH + H_2O → HO—OH + HO—OH

FIGURA 3-2 Hidrólisis

La hidrólisis es la principal forma en que nuestras enzimas digestivas descomponen los alimentos. Por ejemplo, en una galleta salada el almidón está compuesto de una serie de moléculas de glucosa (azúcar simple) (véase la figura 3-8). Las enzimas de la saliva y del intestino delgado fomentan la hidrólisis del almidón en moléculas individuales de azúcar que el cuerpo puede absorber.

Considerando la complejidad de los seres vivos, quizá te sorprenda saber que casi todas las moléculas biológicas pertenecen a sólo cuatro categorías generales: *carbohidratos*, *lípidos*, *proteínas* y *ácidos nucleicos* (**tabla 3-2**).

3.3 ¿QUÉ SON LOS CARBOHIDRATOS?

Los **carbohidratos** son moléculas formadas por carbono, hidrógeno y oxígeno en proporción aproximada de 1:2:1 o CH_2O. Esta relación explica el origen de la palabra "carbohidrato", que literalmente significa "carbono más agua". Todos los carbohidratos son **azúcares** pequeños solubles en agua, o bien, polímeros de azúcar como el almidón. Si un carbohidrato se compone de una sola molécula de azúcar, se le llama **monosacárido** (del griego "un azúcar"). Si se enlazan dos o más monosacáridos, forman un **disacárido** ("dos azúcares"); en tanto que un polímero de muchos monosacáridos es un **polisacárido** ("muchos azúcares"). Mientras que los azúcares y los almidones se utilizan como fuente y reserva de energía en muchos organismos, otros carbohidratos son estructurales. Varios tipos de carbohidratos fortalecen las paredes celulares de vegetales, hongos y bacterias, o incluso forman una armadura protectora sobre los cuerpos de insectos y cangrejos y sus parientes.

Los grupos hidroxilo de azúcares son polares y forman puentes de hidrógeno con agua, haciendo que los azúcares sean solubles en agua. La **FIGURA 3-3** ilustra la forma en que un monosacárido (glucosa) forma puentes de hidrógeno con moléculas de agua.

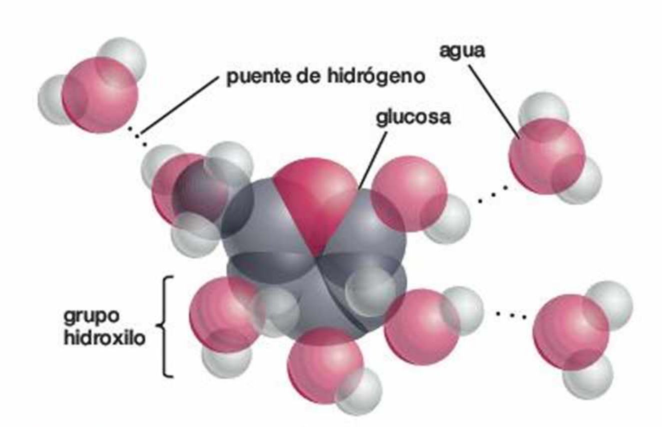


FIGURA 3-3 Azúcar que se disuelve

Hay diversos monosacáridos con estructuras ligeramente distintas

En general los monosacáridos tienen un esqueleto de tres a siete átomos de carbono. La mayoría de estos átomos de carbono tienen unidos tanto un grupo hidrógeno (—H) como un grupo hidroxilo (—OH), de manera que los carbohidratos en general tienen la fórmula química aproximada $(CH_2O)_n$ donde n es el número de carbonos del esqueleto. Al disolverse en agua, como sucede en el citoplasma de una célula, el esqueleto de carbono de un azúcar, por lo regular, forma un anillo. Los azúcares que se enroscan en forma de anillo pueden

Tabla 3-2 Las principales moléculas biológicas

Clase de molécula	Subtipos principales	Ejemplo	Función
Carbohidrato: normalmente contiene carbono, oxígeno e hidrógeno, y tiene la fórmula aproximada $(CH_2O)_n$	*Monosacárido:* azúcar simple con la fórmula $C_6H_{12}O_6$	Glucosa	Importante fuente de energía para las células; subunidad de los polisacáridos
	Disacárido: dos monosacáridos enlazados	Fructuosa	Molécula que almacena energía en las frutas y la miel
		Sacarosa	Principal azúcar transportado en el cuerpo de las plantas terrestres
	Polisacárido: muchos monosacáridos (normalmente glucosa) que se enlazan	Almidón	Almacén de energía en plantas
		Glucógeno	Almacén de energía en animales
		Celulosa	Material estructural en plantas
Lípido: contiene una alta proporción de carbono e hidrógeno; suele ser no polar e insoluble en agua	*Triglicérido:* tres ácidos grasos unidos a glicerol	Aceite, grasa	Almacén de energía en animales y algunas plantas
	Cera: número variable de ácidos grasos unidos a un alcohol de cadena larga	Ceras en la cutícula de la planta	Cubierta impermeable en las hojas de los tallos de plantas terrestres
	Fosfolípido: grupo fosfato polar y dos ácidos grasos unidos a glicerol	Fosfatidilcolina	Componente de las membranas de las células
	Esteroide: cuatro anillos fisionados de átomos de carbono, con grupos funcionales unidos	Colesterol	Componente común de las membranas de las células eucarióticas; precursor de otros esteroides como testosterona, sales biliares
Proteína: cadenas de aminoácidos; contiene carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y azufre	*Péptido:* cadena corta de aminoácidos	Queratina	Proteína helicoidal, principal componente del pelo
		Seda	Proteína de hoja plegada beta producida por gusanos de seda y arañas
	Polipéptido: cadena larga de aminoácidos, conocida también como "proteína"	Hemoglobina	Proteína globular formada por cuatro subunidades peptídicas; transporta el oxígeno en la sangre de los vertebrados
Ácido nucleico: se forma con subunidades de nucleótidos que contienen carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y fósforo; puede ser un solo nucleótido o una cadena larga de nucleótidos	*Ácidos nucleicos de cadena larga*: polímeros de acid (DNA) subunidades de nucleótidos	Ácido desoxirribonucleico (DNA)	Material genético de todas las células vivas
		Ácido ribonucleico (RNA)	Material genético de algunos virus; en las células es indispensable para transferir la información del DNA a las proteínas
	Nucleótidos individuales	Trifosfato de adenosina (ATP)	Principal molécula portadora de energía a corto plazo en las células
		Monofosfato de adenosina cíclico (AMP cíclico)	Mensajero intracelular

hacer disacáridos (véase la figura 3-7) y polisacáridos (véase la figura 3-8).

Las **FIGURAS 3-3** y **3-4** muestran varias formas de representar la estructura química de la **glucosa**, un monosacárido. En muchas figuras emplearemos versiones simplificadas de las moléculas. Ten en cuenta que cada "articulación" sin rotular en un anillo es en realidad un átomo de carbono.

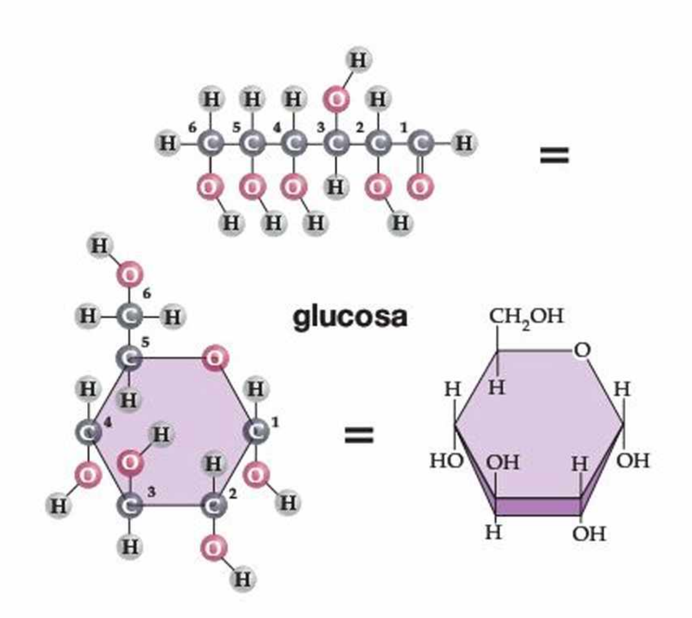


FIGURA 3-4 Estructura de la glucosa
Los químicos pueden representar la misma molécula de diversas maneras; aquí la glucosa se muestra en forma lineal (recta) y como dos versiones diferentes de anillos. La glucosa forma un anillo cuando se disuelve en agua. Observa que cada articulación sin rotular en una estructura en forma de anillo es un átomo de carbono.

ENLACES CON LA VIDA ¿Alimentos sintéticos?

En las sociedades bendecidas con abundancia de alimentos, la obesidad constituye un serio problema de salud. Una meta de los científicos que trabajan en el campo de la alimentación es modificar las moléculas biológicas para que no contengan calorías; el azúcar y las grasas son las principales candidatas para ello. Algunos edulcorantes artificiales, como el aspartame (Nutrasweet[MR]) y sucralosa (Splenda[MR]) aportan un sabor dulce a los alimentos, mientras proveen escasas calorías o ninguna. El aceite artificial llamado olestra es completamente indigerible, lo cual permite asegurar que las papas fritas hechas con él no contengan calorías provenientes de grasas y aporten mucho menos calorías totales que las papas fritas normales (**FIGURA E3-1**).



FIGURA E3-1 "Alimentos" artificiales
La sucralosa en Splenda[MR] y el olestra en las papas fritas WOW[MR] son sintéticos, versiones indigeribles del azúcar y el aceite que buscan ayudar a que la gente baje de peso.

¿Cómo se elaboran estas "moléculas no biológicas"? Aspartame es una combinación de dos aminoácidos: ácido aspártico y fenilalanina (véase la figura 3-19). Por razones desconocidas, el aspartame es mucho más efectivo que el azúcar cuando se trata de producir el sabor dulce en las papilas gustativas de la lengua. La sucralosa es una molécula de sacarosa modificada, en la cual tres de sus grupos hidroxilo se remplazan con átomos de cloro (**FIGURA E3-2**).

La sucralosa activa nuestras papilas gustativas 600 veces, de manera tan efectiva como la sacarosa, pero nuestras enzimas no pueden digerirla, así que no aporta calorías. La sucralosa está ganando aceptación porque es más estable que otros edulcorantes artificiales y puede utilizarse en alimentos horneados, así como en helados y bebidas dietéticas, y para endulzar el café.

Para entender la constitución de olestra, observa la figura 3-13; en ella se muestra que los aceites combinan el esqueleto del glicerol con tres cadenas de ácidos grasos. Sin embargo, olestra contiene una estructura de sacarosa que se une a entre seis y ocho ácidos grasos. Aparentemente, el gran número de cadenas de ácidos grasos evita que las enzimas digestivas lleguen al esqueleto de sacarosa digerible de la molécula de olestra. Como la molécula no se rompe en fragmentos susceptibles de absorción, no se digiere, aunque agrega el mismo sabor a los alimentos que el aceite.

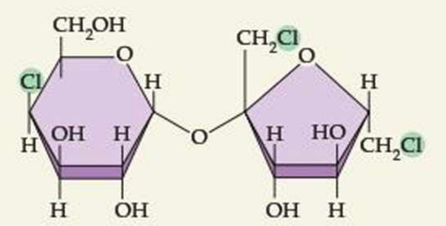


FIGURA E3-2 Estructura de Splenda[MR]

En los organismos vivos la glucosa es el monosacárido más común y es una subunidad de muchos polisacáridos. La glucosa tiene seis carbonos, de manera que su fórmula química es $C_6H_{12}O_6$. Muchos organismos sintetizan otros monosacáridos que tienen la misma fórmula que la glucosa, aunque una estructura ligeramente diferente. Entre ellos están la *fructosa* (el "azúcar de la fruta" contenida en la miel de maíz, la fruta y la miel de abeja) y la *galactosa* (parte de la lactosa, es decir, el "azúcar de la leche") (**FIGURA 3-5**).

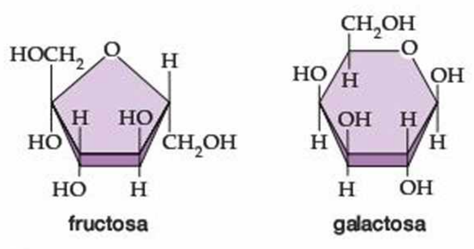


FIGURA 3-5 Monosacáridos

Otros monosacáridos comunes, como la *ribosa* y la *desoxirribosa* (que se encuentran en el DNA y en el RNA) tienen cinco carbonos (**FIGURA 3-6**).

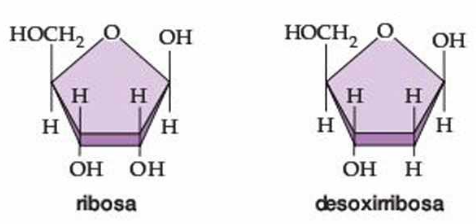


FIGURA 3-6 Azúcares de ribosa

Los disacáridos consisten en dos azúcares simples que se enlazan mediante síntesis por deshidratación

Los monosacáridos pueden descomponerse en las células para liberar su energía química, la cual se utiliza en diversas actividades celulares, o se encadenan mediante síntesis por

FIGURA 3-7 Síntesis de un disacárido
El disacárido sacarosa se sintetiza mediante una reacción de síntesis por deshidratación donde se eliminan un hidrógeno (—H) de la glucosa y un grupo hidroxilo (—OH) de la fructosa. En el proceso se forma una molécula de agua (H—O—H), quedando los dos anillos de monosacárido unidos mediante enlaces individuales con el átomo de oxígeno restante. La hidrólisis de la sacarosa es simplemente lo inverso de su síntesis: se divide una molécula de agua y se agrega a los monosacáridos.

deshidratación para formar disacáridos o polisacáridos (**FIGURA 3-7**). Los disacáridos se utilizan a menudo para almacenar energía a corto plazo, básicamente en las plantas. Cuando se requiere energía, los disacáridos se dividen en sus subunidades de monosacáridos mediante hidrólisis (véase la figura 3-2). Muchos de los alimentos que consumimos contienen disacáridos. En el desayuno quizás hayas ingerido pan tostado y café con crema y azúcar. Entonces revolviste **sacarosa** (glucosa más fructosa, que se utiliza como molécula que almacena energía en la caña y en la remolacha azucareras) para endulzar tu café; y agregaste crema que contiene **lactosa** (azúcar de leche, es decir, glucosa más galactosa). La **maltosa** (glucosa más glucosa) es rara en la naturaleza, pero se forma como resultado de la acción de las enzimas (como las del tracto digestivo) que descomponen e hidrolizan el almidón de tu pan tostado. Luego otras enzimas digestivas hidrolizan cada maltosa en dos moléculas de glucosa que tu cuerpo puede absorber y que las enzimas de tus células pueden descomponer para obtener energía.

Si estás a dieta, quizás estés consumiendo un "sustituto del azúcar" artificial como Splenda^{MR} o Equal^{MR} como edulcorante. Tales moléculas interesantes se describe en "Enlaces con la vida: ¿Alimentos sintéticos?"

Los polisacáridos son cadenas de azúcares simples

Intenta masticar una galleta salada durante largo rato. ¿Sabe más dulce cuanto más tiempo la mastiques? Así debería ser porque, con el tiempo, las enzimas en la saliva producen la hidrólisis del **almidón** (un polisacárido) de las galletas saladas formado por moléculas de glucosa (monosacárido), que tienen sabor dulce. Mientras que las plantas utilizan a menudo

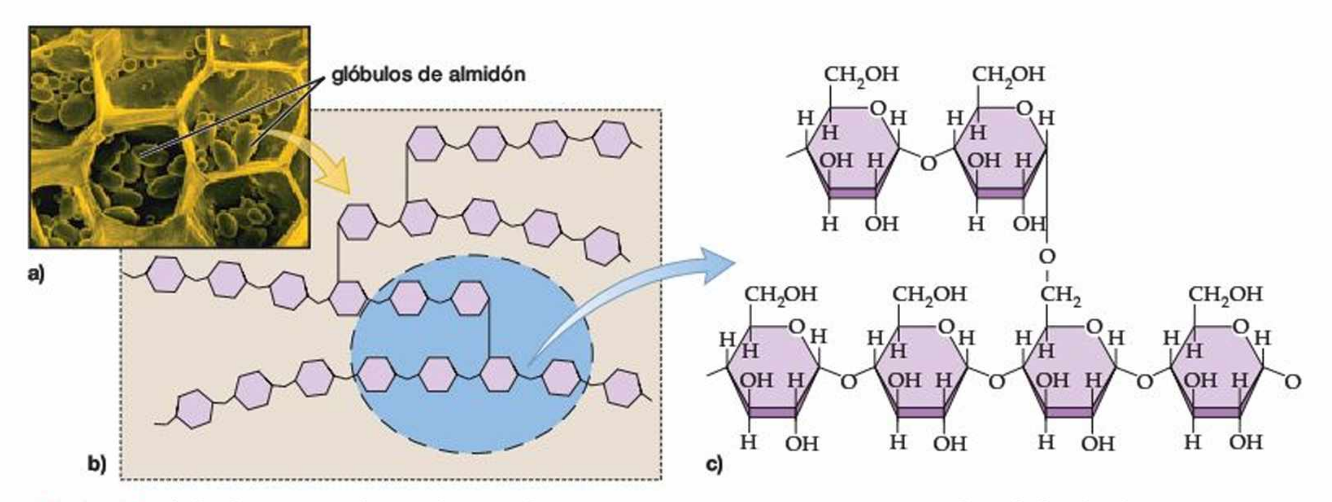


FIGURA 3-8 El almidón es un polisacárido para almacenar energía y está compuesto por subunidades de glucosa
a) Gránulos de almidón dentro de células de papa. La mayoría de las plantas sintetizan almidón, que forma gránulos insolubles en agua integrados por muchas moléculas de almidón. *b)* Pequeña porción de una sola molécula de almidón, que suele presentarse como cadenas ramificadas de hasta medio millón de subunidades de glucosa. *c)* Estructura precisa de la porción resaltada en azul de la molécula de almidón del inciso *b*). Nota el ligamiento entre las subunidades individuales de glucosa y compáralo con la celulosa (véase figura 3-9).

almidón (**FIGURA 3-8**) como la molécula que almacena energía, por lo común los animales almacenan **glucógeno**. Ambas sustancias consisten en polímeros de subunidades de glucosa. El almidón, comúnmente, se forma en las raíces y en las semillas; en el caso de la galleta, de las semillas de trigo. Con frecuencia el almidón puede presentarse como cadenas ramificadas de hasta medio millón de subunidades de glucosa. El glucógeno, que se almacena como fuente de energía en el hígado y los músculos de animales (incluyendo a los seres humanos), es una cadena de subunidades de glucosa mucho más pequeña con múltiples ramificaciones, las cuales probablemente facilitan la separación de subunidades de glucosa, cuando se necesita liberar energía con rapidez.

Muchos organismos utilizan también polisacáridos como materiales estructurales. Uno de los más importantes polisacáridos estructurales es la **celulosa**, que integra la mayoría de las paredes celulares de las plantas, los copos afelpados blancos de una planta de algodón y aproximadamente la mitad de la masa del tronco de un árbol (**FIGURA 3-9**). Cuando imagines los extensos campos y bosques que cubren gran parte de nuestro planeta, no te sorprenderá saber que podría haber más celulosa en la Tierra que todas las demás moléculas orgánicas juntas. Los ecólogos calculan que cada año ¡se sintetiza cerca de un billón de toneladas de celulosa!

Al igual que el almidón, la celulosa es un polímero de glucosa. Sin embargo, en tanto que la mayoría de los animales puede digerir con facilidad el almidón, sólo unos cuantos microbios —como los que habitan en el tracto digestivo de las vacas o las termitas— pueden digerir la celulosa. ¿Por qué ocurre así, considerando que tanto el almidón como la celulosa están formados de glucosa? La orientación de los enlaces entre las subunidades es diferente en los dos polisacáridos. En la celulosa, cada segunda glucosa está "de cabeza" (compara la figura 3-8c con la figura 3-9d). Esta orientación de los enlaces impide que las enzimas digestivas de los animales ataquen los enlaces entre las subunidades de glucosa. En cambio, las enzimas sintetizadas por ciertos microbios pueden romper tales enlaces y consumir la celulosa como alimento. No obstante, para la mayoría de los animales, la celulosa pasa por el tracto digestivo sin digerirse; aunque es muy útil como fibra para prevenir el estreñimiento, no se obtienen nutrimentos de ella.

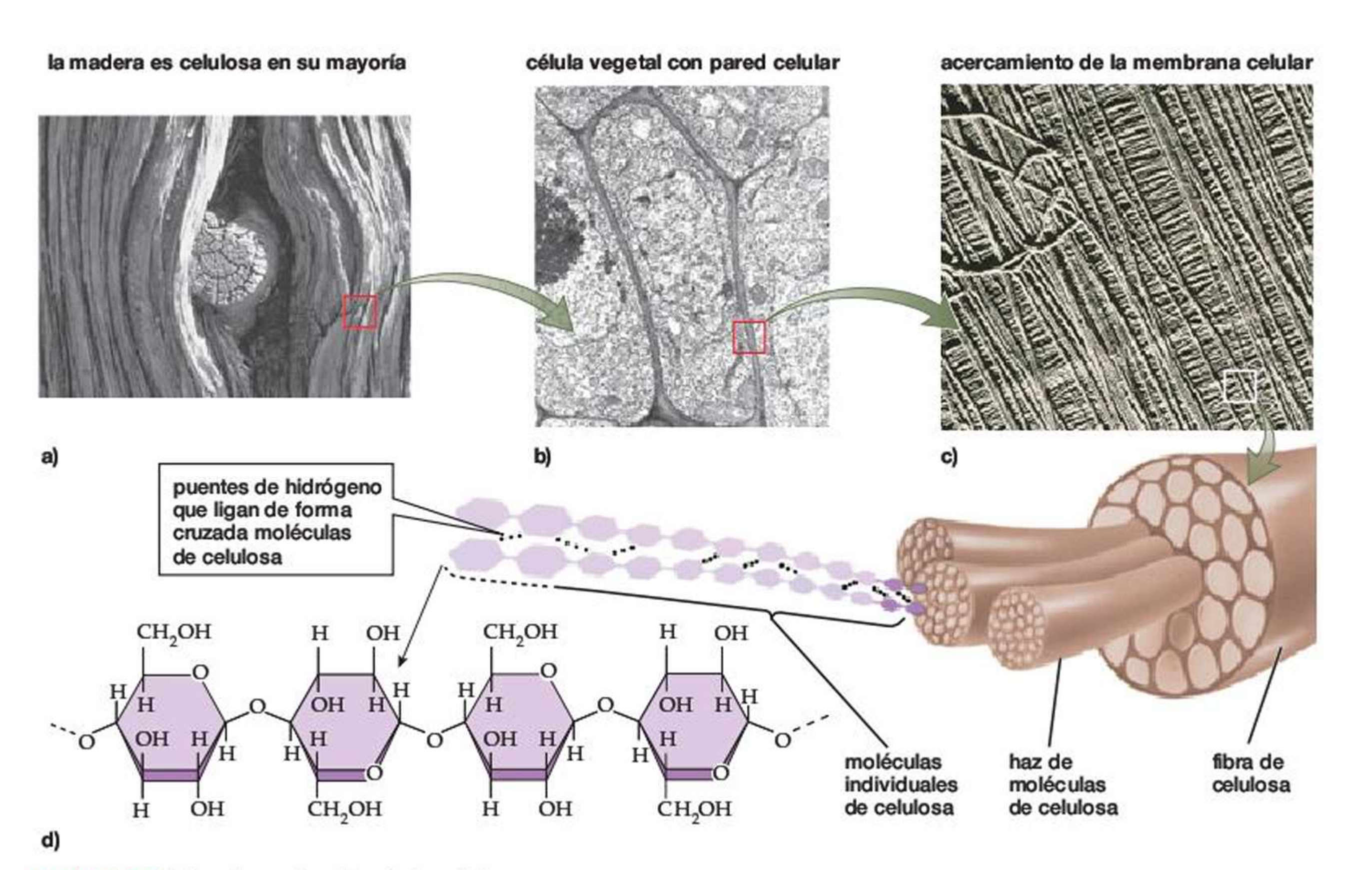


FIGURA 3-9 Estructura y función de la celulosa
La celulosa puede tener gran fuerza estructural. ***a)*** La madera de este pino de piñas con escamas de 3000 años de edad se compone principalmente de celulosa. ***b)*** La celulosa forma la pared celular que cubre cada célula de la planta. ***c)*** Las paredes celulares vegetales a menudo consisten en fibra de celulosa en capas que están anguladas entre sí y resisten el rompimiento en ambas direcciones. ***d)*** La celulosa se compone de subunidades de glucosa. Compara esta estructura con la figura 3-8c y observa que en la celulosa cada tercera molécula de glucosa está "de cabeza". **PREGUNTA: Muchos tipos de plástico están formados por moléculas provenientes de la celulosa; sin embargo, los ingenieros están trabajando con empeño para desarrollar plásticos con base en moléculas de almidón. ¿Por qué los plásticos basados en almidón serían una mejoría en relación con los tipos de plástico existentes?**

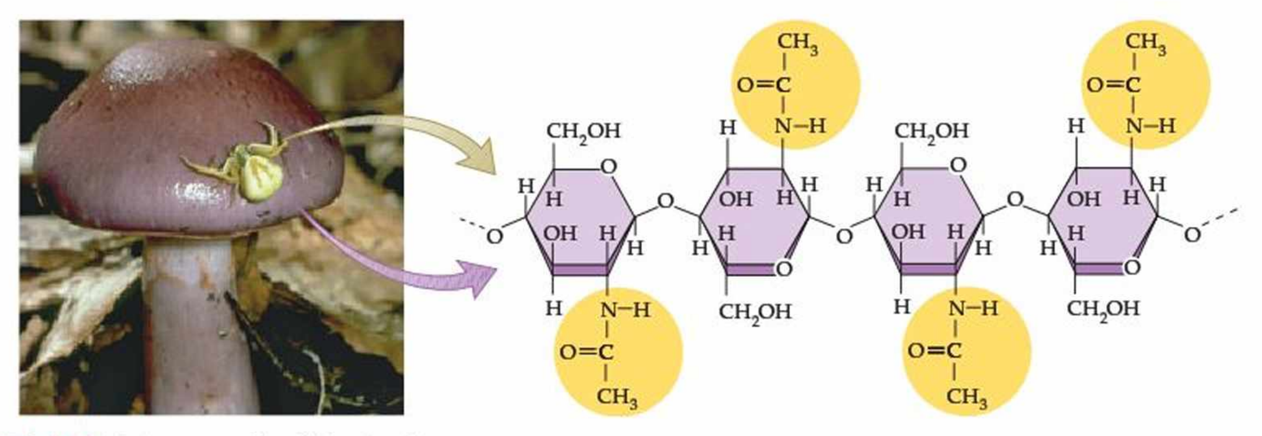


FIGURA 3-10 Quitina: un polisacárido singular
La quitina tiene la misma configuración de enlaces de glucosa que observamos en la celulosa. Sin embargo, en la quitina las subunidades de glucosa tienen un grupo funcional nitrogenado (amarillo), en vez de un grupo hidroxilo. La quitina, que es resistente y ligeramente flexible, brinda soporte a los cuerpos, por lo demás blandos, de los artrópodos (insectos, arañas y sus parientes) y de los hongos.

Las cubiertas externas duras (exoesqueletos) de los insectos, los cangrejos y las arañas están formadas por **quitina**, que es un polisacárido donde las subunidades de glucosa tienen un grupo funcional nitrogenado (FIGURA 3-10). Resulta interesante que la quitina también vuelva rígidas las paredes celulares de muchos hongos. Las paredes celulares de las bacterias contienen otros tipos de polisacáridos, al igual que los fluidos lubricantes de nuestras articulaciones y las córneas transparentes de los ojos.

Muchas otras moléculas —incluyendo el moco, algunos mensajeros químicos llamados *hormonas* y muchas moléculas de la membrana plasmática que cubre cada célula— se componen parcialmente de carbohidratos. Quizá las más interesantes de esas moléculas sean los ácidos nucleicos (que contienen azúcares), los cuales transmiten información hereditaria. Estudiaremos tales moléculas más adelante en este capítulo.

3.4 ¿QUÉ SON LOS LÍPIDOS?

Los **lípidos** son un grupo diverso de moléculas que tienen dos características importantes. La primera es que contienen regiones extensas formadas casi exclusivamente por hidrógeno y carbono, con enlaces no polares carbono-carbono o carbono-hidrógeno. La segunda es que esas regiones no polares hacen que los lípidos sean hidrofóbicos e insolubles en agua. Los lípidos cumplen con una amplia gama de funciones. Algunos lípidos son moléculas almacenadoras de energía; en tanto que otros forman cubiertas impermeables en los cuerpos de plantas o animales; algunos más constituyen la masa de todas las membranas de las células; y otros más son hormonas.

Los lípidos se clasifican en tres grupos principales: **1.** aceites, grasas y ceras, cuyas estructuras son similares y sólo contienen carbono, hidrógeno y oxígeno; **2.** fosfolípidos, que son estructuralmente similares a los aceites, pero también contienen fósforo y nitrógeno; y **3.** la familia de los esteroides "con anillos fusionados".

Los aceites, las grasas y las ceras son lípidos que sólo contienen carbono, hidrógeno y oxígeno

Los aceites, las grasas y las ceras tienen tres características en común. La primera es que sólo contienen carbono, hidrógeno y oxígeno; segunda, tienen una o más subunidades de **ácido graso**, las cuales son largas cadenas de carbono e hidrógeno con un *grupo carboxilo* (—COOH) en un extremo; y tercera, por lo regular no tienen estructuras en forma de anillo. Las **grasas** y los **aceites** se forman mediante síntesis por deshidratación, a partir de tres subunidades de ácido graso y una molécula de **glicerol**, que es una molécula corta de tres carbonos (FIGURA 3-11). Esta estructura da a las grasas y a los aceites su nombre químico: **triglicéridos**. Observa que un doble enlace entre dos carbonos en la subunidad del ácido graso origina una vuelta en la cadena.

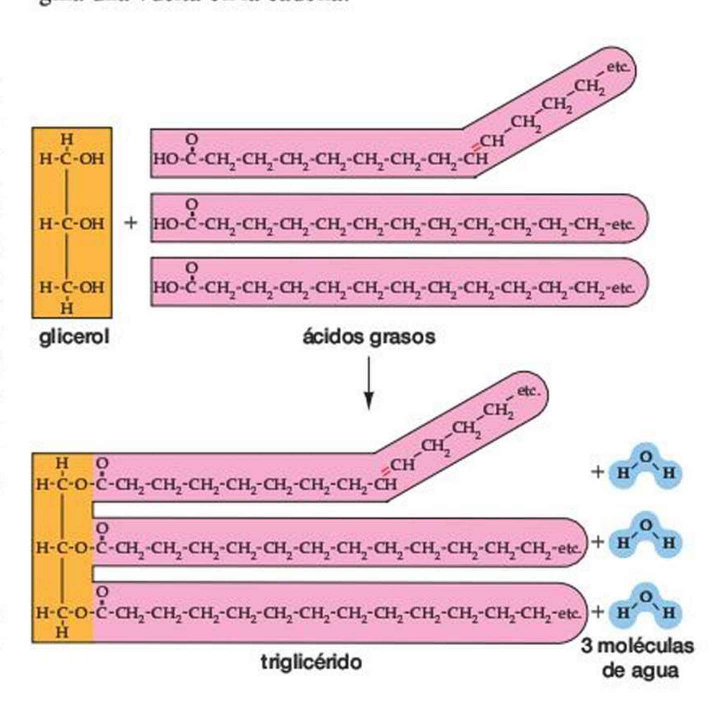


FIGURA 3-11 Síntesis de un triglicérido
La síntesis por deshidratación enlaza una sola molécula de glicerol con tres ácidos grasos para formar un triglicérido y tres moléculas de agua.





a) Grasa



b) Cera

FIGURA 3-12 Lípidos
a) Un robusto oso pardo europeo listo para hibernar. Si este oso almacenara la misma cantidad de energía en carbohidratos en vez de en grasas, ¡probablemente no podría ni caminar! ***b)*** La cera es un lípido altamente saturado que mantiene su firmeza a temperatura ambiente. Su rigidez permite usarla para moldear los hexágonos de este panal, que son muy resistentes pese a lo delgado de sus paredes.

Las grasas y los aceites tienen dos veces más calorías por gramo que los azúcares y las proteínas, lo que los convierte en moléculas almacenadoras de energía muy efectivas para plantas y animales, como el oso de la FIGURA 3-12A. La gente que quiere evitar parecerse a un oso tal vez busque consumir alimentos elaborados con sustitutos de la grasa como la *olestra*, que se describe en la sección "Enlaces con la vida: ¿Alimentos sintéticos?" En la dieta del ser humano, la mayoría de las grasas saturadas, como la mantequilla y el tocino, son de origen animal. La diferencia entre una grasa (como el sebo), que es un sólido a temperatura ambiente, y un aceite (como el que se usa para freír papas) radica en sus ácidos grasos. Los ácidos grasos de las grasas tienen únicamente enlaces sencillos en sus cadenas de carbono. Todas las demás posiciones de enlace de los átomos de carbono están ocupadas por átomos de hidrógeno. Se dice que el ácido graso resultante está **saturado** porque tiene tantos átomos de hidrógeno como sea posible. Al no haber dobles enlaces entre los átomos de carbono, la cadena de carbono del ácido graso es recta. Las cadenas de carbono rectas de los ácidos grasos saturados de las grasas (como la molécula de sebo que se muestra) pueden acomodarse muy juntos, de manera que forman un sólido a temperatura ambiente (FIGURA 3-13).

Si hay dobles enlaces entre algunos de los átomos de carbono y, por lo tanto, menos átomos de hidrógeno, se dice que el ácido graso está **insaturado**. Los aceites se componen en su mayoría por ácidos grasos insaturados. Obtenemos la mayor parte de los aceites insaturados de las semillas de las plantas, donde son utilizados por los embriones durante su desarrollo. El aceite de maíz, el de cacahuate (maní) y el de canola (colza) son ejemplos. Sus dobles enlaces en los ácidos grasos insaturados producen vueltas o flexiones en las cadenas de ácido graso, como se observa en la molécula del aceite de linaza (FIGURA 3-14).

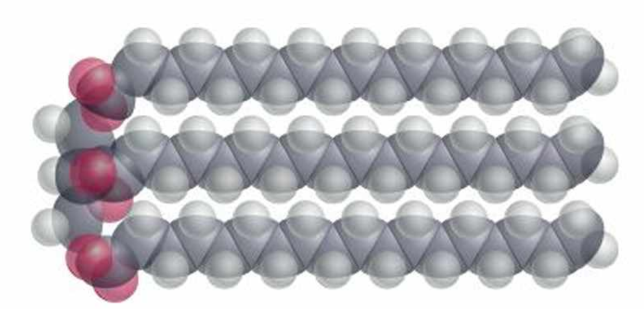


FIGURA 3-13 La grasa animal es saturada

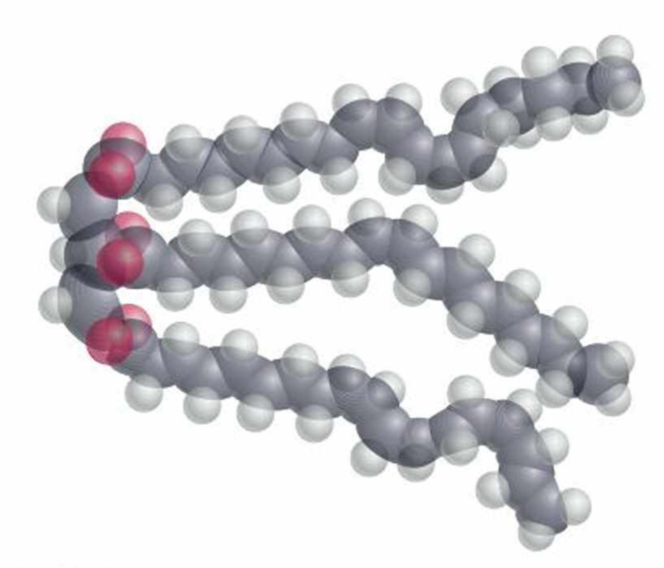


FIGURA 3-14 El aceite de linaza es insaturado

Las flexiones causadas por los enlaces dobles en los ácidos grasos insaturados mantienen separadas las moléculas de aceite; el resultado es que los aceites son líquidos a temperatura ambiente. Un aceite se puede convertir en grasa rompiendo los dobles enlaces entre los átomos de carbono, sustituyéndolos por enlaces sencillos y agregando átomos de

cabeza polar (hidrofílica)

columna vertebral de glicerol

colas de ácido graso (hidrofóbicas)

FIGURA 3-15 Fosfolípidos
Los fosfolípidos tienen dos colas de ácido graso unidas al esqueleto o columna vertebral de glicerol. La tercera posición del glicerol está ocupada por una "cabeza" polar integrada por un grupo fosfato, al cual está unido un segundo grupo funcional (que por lo regular contiene nitrógeno). El grupo fosfato tiene una ligera carga negativa, y el grupo nitrogenado, una ligera carga positiva, lo cual hace que las cabezas sean hidrofílicas.

hidrógeno a las posiciones de enlace restantes. La sustancia que resulta es el "aceite hidrogenado" que permite a la margarina ser sólida a temperatura ambiente. El proceso de hidrogenación parcial produce una configuración de enlaces dobles y sencillos, conocida como *trans*-configuración, la cual es muy poco frecuente en la naturaleza. En ella, la cadena de carbono se tuerce en forma de zig-zag y permite que los ácidos grasos cercanos se apilen: los "zig" de una cadena se acomodan con los "zag" de las otras. Esto es similar al "envasado" que ocurre entre los ácidos grasos de cadena recta en las grasas saturadas, y permite a las *transgrasas* convertirse en un sólido, como lo hacen las grasas saturadas. Las transgrasas que se producen de manera artificial se encuentran en muchos productos alimenticios comerciales como la margarina, las galletas dulces y saladas, y las papas fritas. Sin embargo, recientemente los investigadores se muestran preocupados acerca del consumo de transgrasas (véase "Guardián de la salud: El colesterol, aliado y enemigo"). Como resultado, muchos fabricantes hacen considerables esfuerzos para reducir el uso de dichas sustancias en los alimentos procesados.

Aunque las **ceras** son químicamente similares a las grasas, no constituyen una fuente alimenticia: ni los seres humanos ni la mayoría de los otros animales tienen las enzimas adecuadas para descomponerlas. Las ceras están altamente saturadas, de manera que son sólidas a temperatura ambiente. Además, forman un recubrimiento impermeable en las hojas y los tallos de las plantas terrestres. Los animales sintetizan las ceras como impermeabilizante para el pelo de los mamíferos y los exoesqueletos de los insectos, así como, en ciertos casos, para construir complejas estructuras como las colmenas (véase la figura 3-12b).

Los fosfolípidos tienen "cabezas" solubles en agua y "colas" insolubles en agua

La membrana plasmática que cubre cada célula contiene varios tipos de **fosfolípidos**, los cuales son similares a los aceites, con la excepción de que uno de los tres ácidos grasos se remplaza con un grupo fosfato que en un extremo tiene unido un grupo funcional polar corto (el cual, por lo general, contiene nitrógeno) (**FIGURA 3-15**). Los fosfolípidos tienen dos extremos diferentes: dos "colas" de ácido graso no polar que no son solubles en el agua, y una "cabeza" de fosfato-nitrógeno que es polar y soluble en agua. Como veremos en el capítulo 5, esta naturaleza dual de los fosfolípidos es esencial para la estructura y el funcionamiento de la membrana plasmática.

Los esteroides consisten en cuatro anillos de carbono fusionados

Los **esteroides** son estructuralmente diferentes de todos los demás lípidos. A diferencia de los demás lípidos que carecen de anillos, todos los esteroides se componen de cuatro anillos de carbono fusionados, a partir de los cuales surgen diversos grupos funcionales (**FIGURA 3-16**). Un tipo de esteroide es el *colesterol*, que es un componente fundamental en las membranas de las células animales y también se utiliza en algunas células para sintetizar otros esteroides, que incluyen las hormonas sexuales masculinas (testosterona) y femeninas (estró-

estrogeno

colesterol

testosterona

FIGURA 3-16 Esteroides
Los esteroides se sintetizan a partir del colesterol. Todos los esteroides tienen una estructura molecular no polar similar (compárala con los anillos del carbono). Las diferencias en la función de los esteroides dan como resultado diferencias en los grupos funcionales unidos a los anillos. Nota la similitud entre la hormona sexual masculina testosterona y la hormona sexual femenina estradiol (un estrógeno). **PREGUNTA: ¿Por qué después de viajar por el torrente sanguíneo las hormonas esteroides son capaces de penetrar las membranas plasmáticas y las membranas nucleares de las células para producir sus efectos?**

GUARDIÁN DE LA SALUD El colesterol, aliado y enemigo

¿Por qué tantos alimentos se anuncian como "sin colesterol" o "bajos en colesterol"? Aunque el colesterol es esencial para la vida, los investigadores en el campo de la medicina han encontrado que los individuos con altos niveles de colesterol en la sangre tienen un riesgo creciente de sufrir ataques al corazón y accidentes cerebrovasculares. El colesterol contribuye a la formación de obstrucciones en las arterias, llamadas *placas* (**FIGURA E3-3**), que a la vez promueven la formación de coágulos sanguíneos. Si un coágulo se atora y bloquea una arteria que suministra sangre al músculo cardiaco, provocará un ataque al corazón. Si el coágulo bloquea una arteria que alimenta el cerebro, provocará un accidente cerebrovascular.

El colesterol proviene de los alimentos derivados de animales: las yemas de huevo son particularmente ricas en colesterol; las salchichas, el tocino, la leche entera y la mantequilla también lo contienen. Quizás hayas escuchado hablar del colesterol "bueno" y "malo". Como las moléculas del colesterol son no polares, no se disuelven en la sangre (constituida en su mayoría por agua). Por consiguiente, grupos de moléculas de colesterol, rodeados por moléculas portadoras de proteínas polares y fosfolípidos se transportan en la sangre. Estos paquetes de colesterol más los portadores se llaman *lipoproteínas* (lípidos más proteínas). Si estas lipoproteínas tienen más proteínas y menos lípidos, se les denomina "lipoproteínas de alta densidad" o HDL porque las proteínas son más densas que los lípidos. Las HDL del paquete de colesterol son el colesterol "bueno" y son transportadas al hígado, donde se eliminan de la circulación y posteriormente se metabolizan (por ejemplo, en la síntesis de bilis). En contraste, el colesterol "malo" se transporta en paquetes lipoproteicos de baja densidad ("colesterol LDL"), que tienen menos proteínas y más colesterol. El colesterol LDL circula a las células del cuerpo y se deposita en las paredes arteriales. Una razón elevada entre HDL (colesterol "bueno") y LDL (colesterol "malo") se correlaciona con un menor riesgo de enfermedades del corazón. Una prueba completa de colesterol permite distinguir entre los dos tipos de éste que hay en la sangre.

Quizás hayas escuchado hablar de los ácidos transgrasos como los villanos de la alimentación. Éstos no se encuentran como tales en la naturaleza, sino que se producen cuando los aceites se endurecen artificialmente para convertirlos en sólidos a temperatura ambiente. La investigación ha revelado que estos ácidos transgrasos no se metabolizan normalmente y que aumentan el colesterol LDL y reducen el HDL, lo que sugiere que representan un mayor riesgo de sufrir enfermedades cardiacas para quienes los consumen. La Food and Drug Administration (FDA) de Estados Unidos ahora exige que las etiquetas de los alimentos procesados indiquen su contenido de transgrasas. En respuesta a las preocupaciones en torno a la salud, muchos fabricantes de alimentos y cadenas de comida rápida están reduciendo o eliminando las transgrasas de sus productos.

Los animales, incluida la especie humana, pueden sintetizar todo el colesterol que sus cuerpos requieren. Alrededor de un 85% del colesterol en la sangre humana se sintetiza en el cuerpo, y el otro 15% proviene de la dieta. Las elecciones del estilo de vida también juegan un papel importante; el ejercicio tiende a incrementar el colesterol HDL; en tanto que la obesidad y el tabaquismo aumentan los niveles de LDL. A causa de las diferencias genéticas, los organismos de algunas personas fabrican más colesterol que los de otras. Estudios realizados con gemelos idénticos indican que la genética también influye en el efecto que tiene la dieta sobre los niveles de colesterol. El cuerpo de algunos individuos puede compensar una dieta alta en colesterol fabricando una menor cantidad de éste. Otras personas compensan de manera deficiente esta situación, por lo que su dieta tiene una influencia directa sobre los niveles de colesterol. Los gemelos idénticos comparten estos rasgos de compensación o de falta de ella.

Los individuos con altos niveles de colesterol (aproximadamente el 25% de todos los adultos en Estados Unidos) reciben continuas advertencias para cambiar a una dieta baja en colesterol y grasas saturadas, así como mantenerse en un peso saludable y ejercitarse. Para quienes tienen niveles peligrosos de colesterol y que no logran reducirlos modificando su estilo de vida, los médicos a menudo prescriben medicamentos para tal efecto.

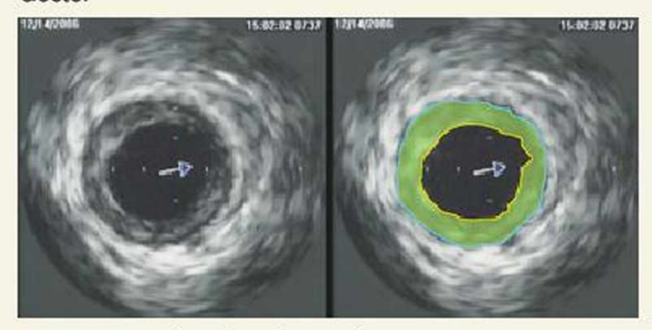


FIGURA E3-3 Placa de colesterol
Una placa de colesterol (estructura en forma de rizo) bloquea parcialmente una arteria carótida.

genos), y la bilis que ayuda a digerir las grasas. Sin embargo, el colesterol también puede contribuir a las enfermedades del corazón, como indica la sección "Guardián de la salud: El colesterol, aliado y enemigo".

3.5 ¿QUÉ SON LAS PROTEÍNAS?

Las **proteínas** son moléculas compuestas por una o más cadenas de *aminoácidos*. Las proteínas desempeñan muchas funciones; esta diversidad de funciones es posible gracias a la variedad de estructuras proteínicas (**tabla 3-3**). Las células contienen cientos de **enzimas** diferentes, que son proteínas importantes que dirigen casi todas las reacciones químicas que se

Tabla 3-3 Funciones de las proteínas

Función	Ejemplo
Estructura	Colágeno en la piel; queratina en cabello, uñas, cuernos
Movimiento	Actina y miosina en los músculos
Defensa	Anticuerpos en el torrente sanguíneo
Almacenamiento	Albúmina en la clara del huevo
Señales	Hormona del crecimiento en el torrente sanguíneo
Catálisis	Enzimas (Ejemplo: la amilasa digiere carbohidratos; la sintetasa de ATP produce ATP)



a) Pelo



b) Cuernos



c) Seda

FIGURA 3-17 Proteínas estructurales
Entre las proteínas estructurales comunes está la queratina, la cual es la proteína en ***a)*** el pelo, ***b)*** los cuernos y ***c)*** la seda de una telaraña.

efectúan dentro de las células, como veremos en el capítulo 6. Otros tipos de proteínas se utilizan para fines estructurales, como la *elastina*, que da elasticidad a la piel; la *queratina,* que es la principal proteína de las uñas, el pelo, las plumas y los cuernos de los animales; y la seda de las telarañas y los capullos de los gusanos de seda (**FIGURA 3-17**). Incluso otras proteínas brindan una fuente de aminoácidos para el desarrollo de animales jóvenes como la *albúmina* de la clara de huevo y la *caseína* de la leche. La *hemoglobina* transporta el oxígeno en la sangre; mientras que las proteínas contráctiles en los músculos permiten el movimiento tanto de células individuales como del cuerpo completo de los animales. Algunas hormonas, como la insulina y la hormona del crecimiento, son proteínas; los *anticuerpos* (que ayudan a combatir enfermedades e infecciones), y muchos venenos (como el de la serpiente de cascabel) producidos por animales también son proteínas.

Las proteínas se forman a partir de cadenas de aminoácidos

Las proteínas son polímeros de **aminoácidos**. Todos los aminoácidos tienen la misma estructura fundamental (**FIGURA 3-18**), que consiste en un carbono central unido a cuatro grupos funcionales distintos: un grupo amino nitrogenado ($-NH_2$); un grupo carboxilo ($-COOH$); un hidrógeno; y un grupo que varía entre los diferentes aminoácidos (R).

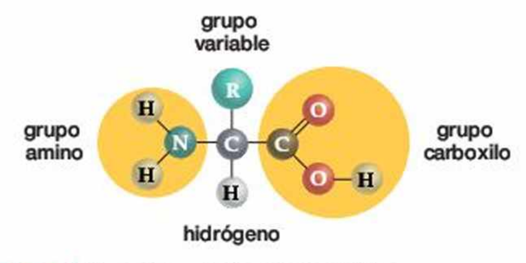


FIGURA 3-18 Estructura de los aminoácidos

El grupo R da a cada aminoácido sus propiedades distintivas (**FIGURA 3-19**). En las proteínas de los organismos se hallan comúnmente 20 aminoácidos. Algunos de éstos son hidrofílicos y solubles en agua, ya que sus grupos R son polares. Otros son hidrofóbicos, con grupos R no polares que son insolubles en agua. El grupo R de un aminoácido, la cisteína (figura 3-19c), contiene azufre que puede formar enlaces covalentes con el azufre en otras cisteínas; estos enlaces se llaman **puentes disulfuro**, los cuales pueden enlazar diferentes cadenas de aminoácidos entre sí o conectar diferentes partes de la misma cadena de aminoácidos, provocando que la proteína se doble o se pliegue. Por ejemplo, los puentes disulfuro enlazan cadenas en la proteína queratina del cabello, haciendo que éste sea ondulado o lacio (véase "De cerca: Un asunto peliagudo").

Los aminoácidos difieren en sus propiedades químicas y físicas, como tamaño, solubilidad en agua, carga eléctrica, debido a sus diferentes grupos R. Por lo tanto, en gran parte la secuencia de aminoácidos determina las propiedades y la función de cada proteína —si es soluble en agua, y si es una enzima, una hormona o una proteína estructural. En algunos casos, basta un error en un aminoácido para que la proteína no funcione correctamente.

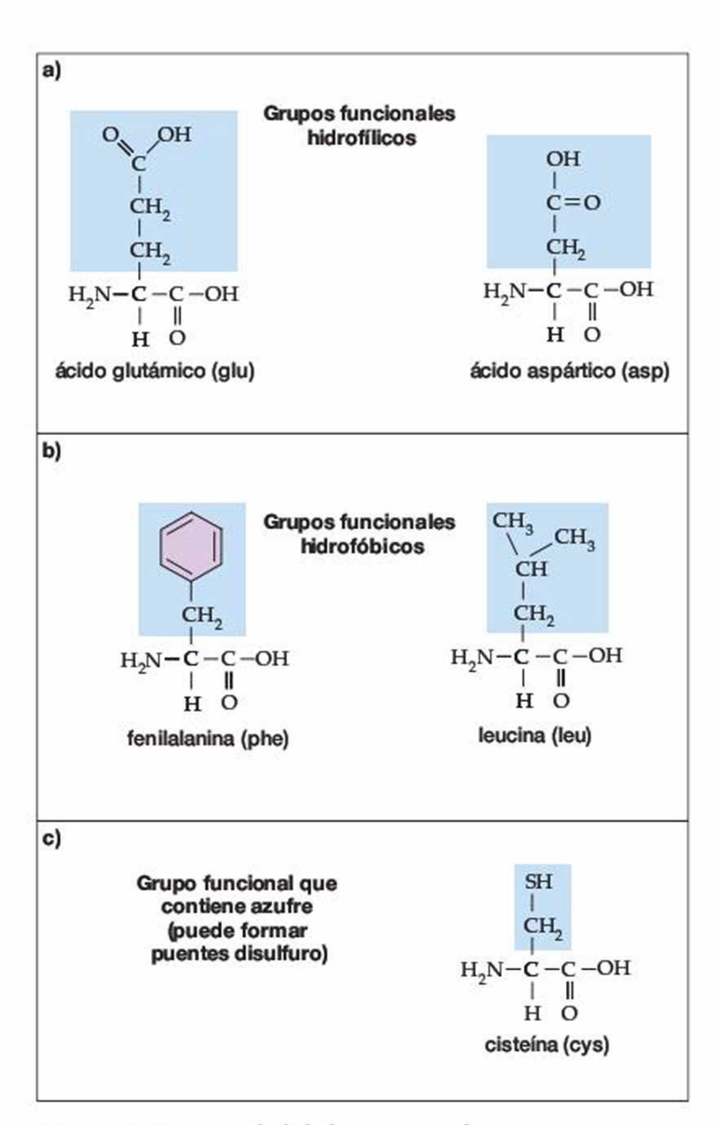


FIGURA 3-19 Diversidad de los aminoácidos
La diversidad de los aminoácidos es consecuencia de las diferencias en el grupo R variable (en azul), los cuales pueden ser hidrofílicos o hidrofóbicos. El grupo R de la cisteína es singular porque tiene un átomo de azufre, que puede formar enlaces covalentes con el azufre en otras cisteínas; esto crea un puente disulfuro que dobla una proteína o enlaza las cadenas de polipéptidos cercanas.

Los aminoácidos se unen para formar cadenas mediante síntesis por deshidratación

Al igual que los lípidos y los polisacáridos, las proteínas se forman como resultado de la síntesis por deshidratación. El nitrógeno del grupo amino ($-NH_2$) de un aminoácido se une al carbono del grupo carboxilo ($-COOH$) de otro aminoácido, con un enlace covalente sencillo (FIGURA 3-20). Este enlace se llama **enlace peptídico** y la cadena resultante de dos aminoácidos se conoce como **péptido**. Se agregan más aminoácidos, uno por uno, hasta que se completa la proteína. Las cadenas de aminoácidos en las células vivas varían en cuanto a longitud, desde tres hasta miles de aminoácidos. La palabra *proteína* o *polipéptido* se reserva a menudo para las cadenas largas, digamos, de 50 o más aminoácidos de longitud; en tanto que el término *péptido* se utiliza para referirse a cadenas más cortas.

Una proteína puede tener hasta cuatro niveles de estructura

Las proteínas adquieren diversas formas y los biólogos reconocen cuatro niveles de organización en la estructura de las proteínas. Una sola molécula de hemoglobina, la proteína portadora de oxígeno contenida en los glóbulos rojos de la sangre, presenta los cuatro niveles estructurales (FIGURA 3-21). La **estructura primaria** es la secuencia de aminoácidos que constituyen la proteína (véase la figura 3-21a). En las moléculas de DNA los genes especifican esta secuencia. Los diferentes tipos de proteínas tienen distintas secuencias de aminoácidos.

Las cadenas de polipéptidos tienen dos tipos de **estructuras secundarias** simples que se repiten. Tal vez recuerdes que se pueden formar puentes de hidrógeno entre partes de moléculas polares que tienen cargas ligeramente negativas y positivas, las cuales se atraen mutuamente (véase el capítulo 2). Los puentes de hidrógeno entre aminoácidos producen las estructuras secundarias de las proteínas. Muchas proteínas, como la queratina del cabello y las subunidades de la molécula de hemoglobina (véase la figura 3-21b), tienen una estructura secundaria enrollada, similar a un resorte, llamada **hélice**. Los puentes de hidrógeno que se forman entre los átomos de oxígeno del $-C{=}O$ en los grupos carboxilo (que tienen una carga parcialmente negativa) y los átomos de hidrógeno del $-N-H$ en los grupos amino (que tienen carga parcialmente positiva) mantienen unidas las vueltas de la hélice. Otras pro-

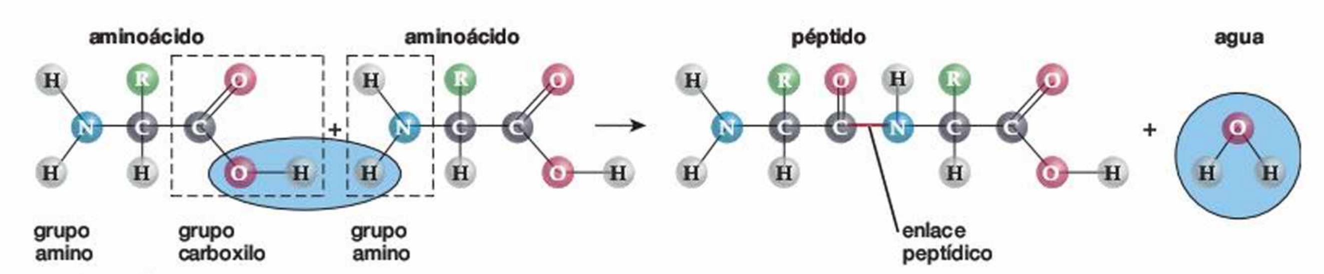


FIGURA 3-20 Síntesis de proteínas
En la síntesis de proteínas, una reacción de deshidratación une el carbono del grupo carboxilo de un aminoácido al nitrógeno del grupo amino de un segundo aminoácido, liberando agua en el proceso. El enlace covalente resultante entre aminoácidos se denomina un *enlace peptídico*.

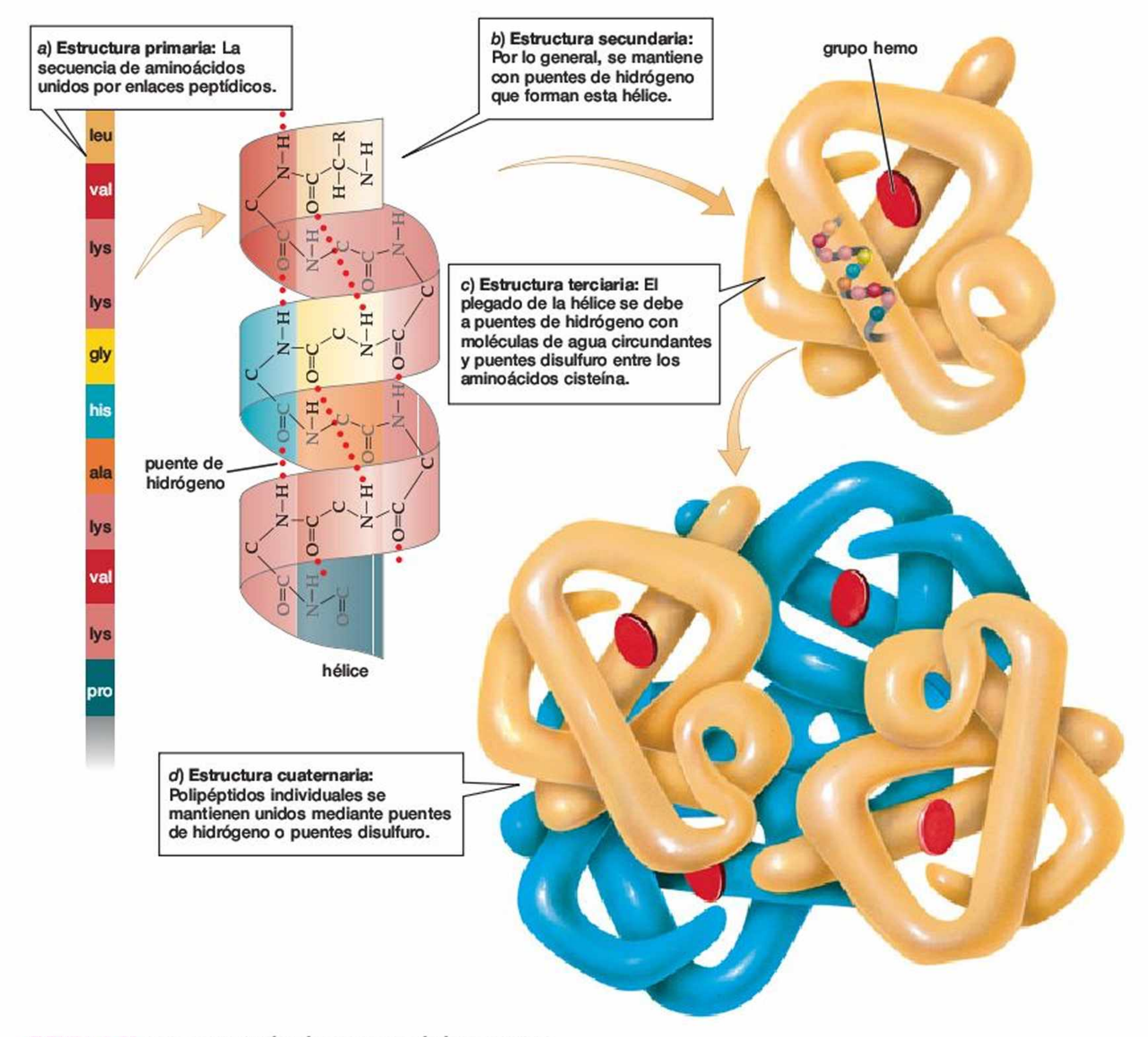


FIGURA 3-21 Los cuatro niveles de estructura de las proteínas
Los niveles de estructura de las proteínas se ejemplifican aquí con la hemoglobina, que es la proteína de los glóbulos rojos que transporta oxígeno (los discos rojos representan el grupo hemo que contiene hierro y que enlaza átomos de oxígeno). En general, los niveles de estructura de las proteínas están determinados por la secuencia de aminoácidos, las interacciones entre los grupos R de los aminoácidos y las interacciones entre los grupos R y su ambiente. **PREGUNTA: ¿Por qué cuando se calientan, la mayoría de las proteínas pierden su capacidad de funcionamiento?**

teínas, como la seda, consisten en muchas cadenas de polipéptidos que se pliegan una y otra vez, donde puentes de hidrógeno mantienen unidas cadenas adyacentes de polipéptidos en una disposición de **lámina plegada** (**FIGURA 3-22**).

Además de sus estructuras secundarias, las proteínas adoptan **estructuras terciarias** tridimensionales complejas, que determinan la configuración definitiva del polipéptido (véase la figura 3-21c). Tal vez la influencia más importante sobre la estructura terciaria de una proteína sea su ambiente celular: específicamente, si la proteína está disuelta en el citoplasma acuoso de una célula o en los lípidos de las membranas celulares, o si abarca ambos ambientes. Los aminoácidos hidrofílicos pueden formar puentes de hidrógeno con moléculas de agua cercanas, lo cual no pueden hacer los aminoácidos hidrofóbicos. Por consiguiente, una proteína disuelta en agua se pliega de manera que expone sus aminoácidos hidrofílicos al ambiente acuoso externo y hace que sus aminoácidos hidrofóbicos queden agrupados en el centro de la molécula. Los puentes disulfuro también pueden contribuir con la estructura terciaria enlazando aminoácidos cisteína de las distintas

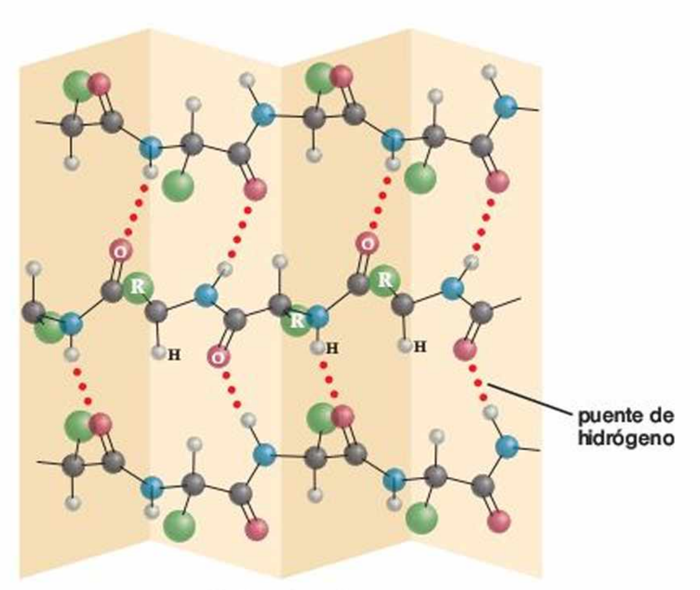


FIGURA 3-22 La lámina plegada es un ejemplo de estructura secundaria proteica
En una lámina plegada, una sola cadena peptídica se pliega una y otra vez (conectando porciones que no se muestran). Los segmentos adyacentes del polipéptido plegado se unen con puentes de hidrógeno (líneas punteadas) y crean una configuración semejante a una lámina. Los grupos R (en verde) se proyectan de forma alternada hacia arriba y hacia abajo de la lámina. A pesar de su aspecto de acordeón, originado por los modelos del enlace entre aminoácidos adyacentes, las cadenas peptídicas están completamente estiradas y no es fácil estirarlas más. Por tal razón, las proteínas de lámina plegada como la seda no son elásticas.

regiones del polipéptido. En la queratina (**FIGURA 3-23**) los puentes disulfuro en los polipéptidos helicoidales individuales pueden deformarlos, creando así una estructura terciaria que hace que el cabello se alacie o se ondule (véase "De cerca: Un asunto peliagudo").

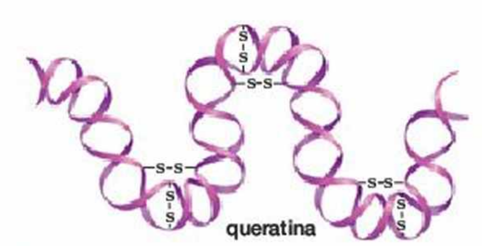


FIGURA 3-23 Estructura de la queratina.

En ocasiones, los péptidos individuales se enlazan y forman un cuarto nivel de organización proteica llamada **estructura cuaternaria**. La hemoglobina consta de cuatro cadenas de polipéptidos (dos pares de péptidos muy similares), que se mantienen unidas por puentes de hidrógeno (véase la figura 3-21d). Cada péptido sujeta una molécula orgánica que contiene hierro llamada *hemo* (los discos rojos de la figura 3-21c y d), que puede unirse a una molécula (dos átomos) de oxígeno.

Las funciones de las proteínas están ligadas a sus estructuras tridimensionales

Dentro de una proteína, el tipo, la posición y el número de aminoácidos que llevan grupos R específicos exactos determinan tanto la estructura de la proteína como su función biológica. En la hemoglobina, por ejemplo, ciertos aminoácidos que llevan grupos R específicos deben estar presentes con gran precisión en los lugares correctos, para sujetar el grupo hemo que contiene hierro y que se une al oxígeno. En cambio, los aminoácidos de la parte externa de la molécula de hemoglobina sirven principalmente para mantenerla disuelta en el citoplasma de los glóbulos rojos. Por lo tanto, mientras sean hidrofílicos, los cambios en tales aminoácidos no afectarán la función de la proteína. Como veremos en el capítulo 12, la sustitución de un aminoácido hidrofílico por uno hidrofóbico puede tener efectos catastróficos en la solubilidad de la molécula de hemoglobina. De hecho, tal sustitución es la causa molecular de un doloroso trastorno llamado anemia drepanocítica (drepanocitosis) que puede causar la muerte.

Para que un aminoácido esté en el lugar correcto dentro de una proteína, la secuencia de aminoácidos debe ser la correcta; asimismo, la proteína debe tener las estructuras secundaria y terciaria correctas. Por ejemplo, las enzimas, como las de tu sistema digestivo que descomponen el almidón en moléculas de glucosa, son proteínas que dependen de una forma tridimensional precisa para funcionar adecuadamente. Los priones o proteínas priónicas infecciosas que se describen en el "Estudio de caso" tienen una estructura terciaria diferente de la variedad no infecciosa normal. Si se alteran las estructuras secundaria y terciaria de una proteína (dejando intactos los enlaces peptídicos entre los aminoácidos), decimos que la proteína está **desnaturalizada** y ya no es capaz de desempeñar su función. Aunque los científicos aún no saben qué causa el cambio de forma en los priones infecciosos, hay muchas maneras de desnaturalizar las proteínas en la vida cotidiana. En un huevo frito, por ejemplo, el calor de la sartén causa tanto movimiento en los átomos de la proteína albúmina que se desgarran los puentes de hidrógeno. Debido a la pérdida de su estructura secundaria, la clara del huevo cambia su aspecto de transparente a blanco, y su textura de líquida a sólida. La esterilización con calor o rayos ultravioleta desnaturaliza las proteínas de las bacterias o los virus y hace que pierdan su función. Las soluciones saladas o ácidas también desnaturalizan las proteínas matando a las bacterias; es así como se conservan los pepinillos encurtidos. Cuando alguien se hace un permanente en el cabello, altera los puentes disulfuro de la queratina y desnaturaliza la proteína.

DE CERCA Un asunto peliagudo

Arráncate con cuidado un cabello y observa la raíz o folículo que estaba incrustado en el cuero cabelludo. El cabello se compone principalmente de una proteína helicoidal llamada *queratina*. Las células vivas en el folículo piloso producen queratina nueva a razón de 10 vueltas de la hélice proteica cada segundo. Las proteínas de queratina en un cabello se entrelazan y se mantienen unidas mediante puentes disulfuro (**FIGURA E3-4**). Si tiramos con suavidad del extremo del cabello, notaremos que éste es resistente y elástico. Cuando el cabello se estira se rompen los puentes de hidrógeno que crean la estructura helicoidal de la queratina, permitiendo que se alargue la secuencia de la proteína. La mayoría de los puentes disulfuro covalentes, en cambio, se distorsionan por el estiramiento pero no se rompen. Cuando se libera la tensión, estos puentes disulfuro regresan el cabello a su longitud original y se vuelven a formar los puentes de hidrógeno. Cuando se humedece el cabello se vuelve lacio y se rompen los puentes de hidrógeno de las hélices, los cuales son sustituidos por puentes de hidrógeno entre los aminoácidos y las moléculas de agua que los rodean, de manera que la proteína se desnaturaliza y las hélices se colapsan. Observa que el cabello ahora es tanto más largo como más fácil de estirar. Si enrollas tu cabello húmedo en tubos o rulos y lo dejas secar, los puentes de hidrógeno volverán a formarse en lugares ligeramente distintos y mantendrán el cabello ondulado. Sin embargo, la mínima cantidad de agua, incluso la contenida en el aire, permitirá que estos puentes de hidrógeno recuperen su configuración natural.

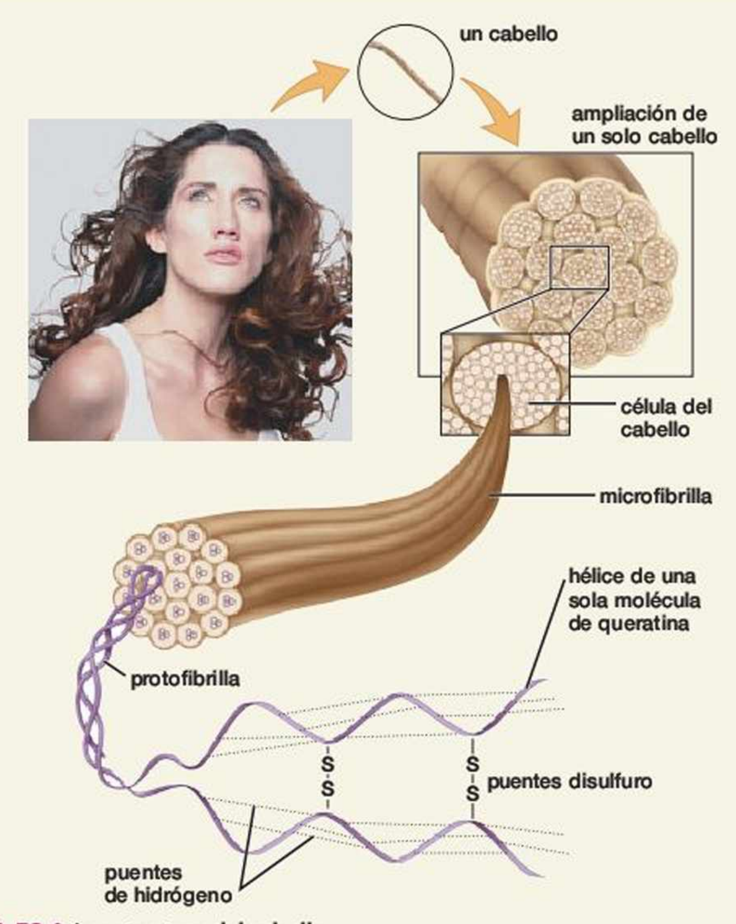


FIGURA E3-4 La estructura del cabello
En el nivel microscópico, un solo cabello está organizado en haces de "protofibrillas" dentro de otros haces de fibras más grandes llamados "microfibrillas". Cada protofibrilla consiste en moléculas de queratina que mantienen su forma helicoidal gracias a los puentes de hidrógeno, con secuencias de queratina diferentes unidas por puentes disulfuro. Estos puentes dan a cada cabello resistencia y elasticidad.

Si tu cabello es ondulado natural (debido a la secuencia de aminoácidos específica determinada por tus genes), los puentes disulfuro dentro y entre las hélices individuales de queratina se forman en lugares que doblan las moléculas de queratina, produciendo un rizo (**FIGURA E3-5**).

En el cabello lacio los puentes disulfuro ocurren en lugares donde no se altera la queratina (como se muestra en la figura E3-4). Cuando al cabello lacio se le da un "ondulado permanente", se aplican dos lociones: la primera rompe los puentes disulfuro y desnaturaliza la proteína; luego de que el cabello se enrolla firmemente en rulos o tubos, se aplica una segunda loción que vuelve a formar los puentes disulfuro. Los nuevos puentes disulfuro conectan nuevamente las hélices de queratina en las nuevas posiciones determinadas por el rulo, como muestra el cabello ondulado de la figura E3-5. Estos puentes nuevos son permanentes y transforman genéticamente el cabello lacio en cabello "bioquímicamente" ondulado.

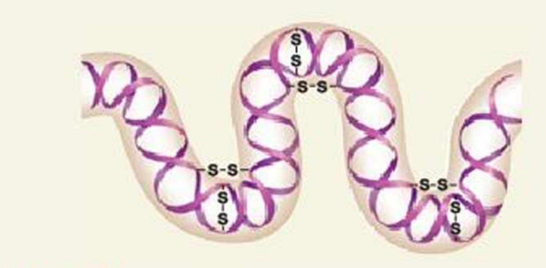


FIGURA E3-5 Cabello ondulado

3.6 ¿QUÉ SON LOS ÁCIDOS NUCLEICOS?

Los **ácidos nucleicos** son cadenas largas de subunidades similares llamadas **nucleótidos**. Todos éstos tienen una estructura de tres partes: un azúcar de cinco carbonos (ribosa o desoxirribosa), un grupo fosfato y una base nitrogenada que difiere entre los nucleótidos; la base adenina se ilustra a continuación (**FIGURA 3-24**).

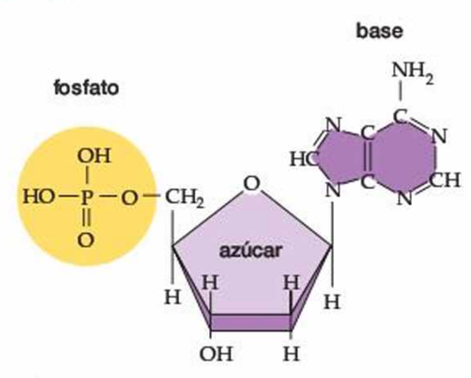


FIGURA 3-24 Nucleótido de desoxirribosa

Hay dos tipos de nucleótidos: los de ribosa (que contienen los cinco carbonos de azúcar ribosa) y los de desoxirribosa (que contienen azúcar desoxirribosa, la cual tiene un átomo de oxígeno menos que la ribosa). El componente base del nucleótido de desoxirribosa puede ser adenina, guanina, citosina o timina. Al igual que la molécula de adenina de la figura 3-24, todos los nucleótidos de desoxirribosa tienen anillos que contienen carbono y nitrógeno. En la adenina y guanina, los anillos son dobles; en tanto que en la citosina y timina, la estructura es de un solo anillo.

Los nucleótidos se pueden enlazar en cadenas largas (**FIGURA 3-25**) para formar ácidos nucleicos. En éstos, el grupo fosfato de un nucleótido forma un enlace covalente con el azúcar de otro.

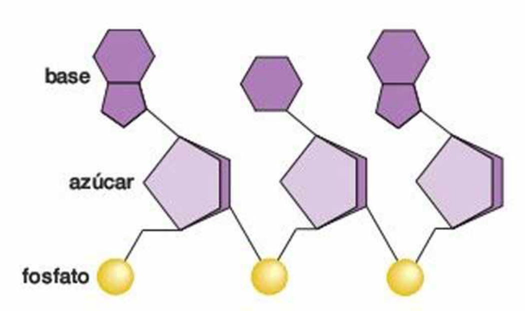


FIGURA 3-25 Cadena de nucleótidos

El DNA y el RNA (las moléculas de la herencia) son ácidos nucleicos

Los nucleótidos de desoxirribosa forman cadenas cuya longitud es de millones de unidades llamadas **ácido desoxirribonucleico** o **DNA**, el cual se encuentra en los cromosomas de todos los seres vivos. Su secuencia de nucleótidos, como los puntos y las rayas de un código Morse biológico, deletrea la información genética necesaria para construir las proteínas de cada organismo. Cada molécula de DNA consiste en dos cadenas de nucleótidos entrelazados en la forma de una hélice doble.

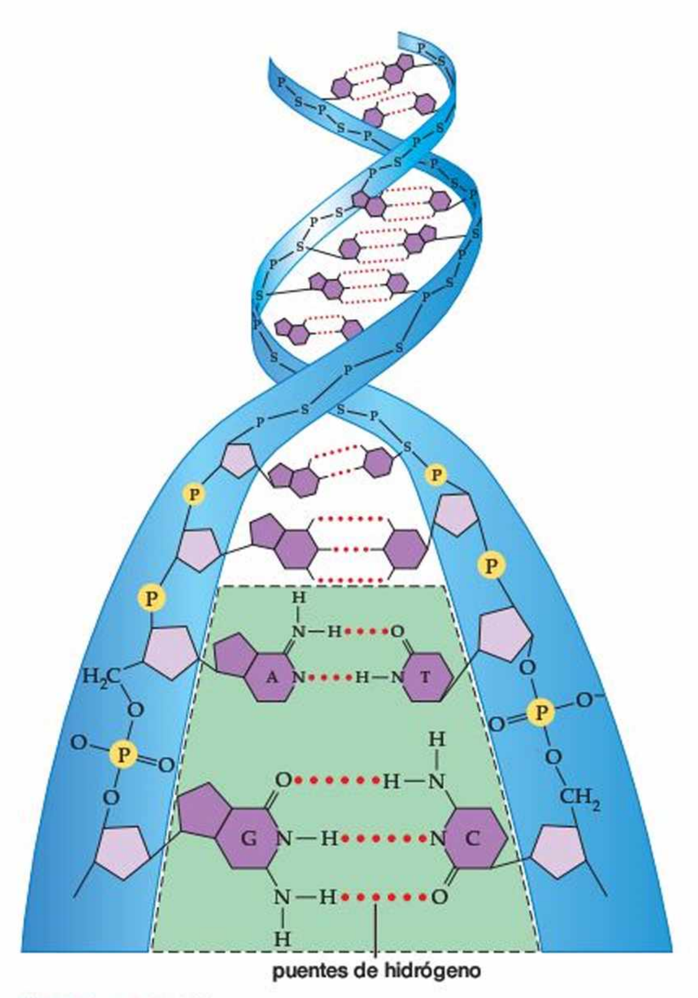


FIGURA 3-26 DNA

Al igual que una escalera torcida, la doble hélice de DNA se forma mediante sucesiones helicoidales de nucleótidos que hacen una espiral entre sí. Las dos secuencias se mantienen unidas mediante puentes de hidrógeno que unen las bases de nucleótidos de distintas sucesiones, las cuales forman los "peldaños" de la escalera.

Los nucleótidos en las sucesiones opuestas forman entre sí puentes de hidrógeno y de esta manera se unen ambas secuencias (**FIGURA 3-26**). Las cadenas de nucleótidos de ribosa, llamadas **ácido ribonucleico o RNA**, se copian del DNA en el núcleo de cada célula. El RNA lleva el código genético del DNA al citoplasma de la célula y dirige la síntesis de proteínas. Estudiaremos más a fondo el DNA y el RNA en los capítulos 9 y 10.

Otros nucleótidos actúan como mensajeros intracelulares y portadores de energía

No todos los nucleótidos forman parte de ácidos nucleicos. Algunos existen sueltos en la célula o forman parte de otras moléculas. Algunos, como el nucleótido *cíclico AMP*, son mensajeros intracelulares que llevan señales químicas dentro de la célula.

Otros nucleótidos tienen grupos fosfato adicionales. Estos nucleótidos difosfato y trifosfato, como el **trifosfato de adenosina (ATP)** son moléculas inestables que llevan energía de un lugar a otro dentro de la célula y almacenan la energía mediante enlaces entre los grupos fosfato (**FIGURA 3-27**).

Los nucleótidos como el ATP pueden liberar energía para fomentar las reacciones que demandan energía (para sintetizar una proteína, por ejemplo). Otros nucleótidos (NAD^+ y FAD) se conocen como "portadores de electrones" que llevan energía en forma de electrones de alta energía. Estudiaremos más a fondo estos nucleótidos en los capítulos 6, 7 y 8.

FIGURA 3-27 La molécula ATP portadora de energía.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO PROTEÍNAS MISTERIOSAS

Prusiner y sus colaboradores identificaron una proteína que se encuentra normalmente en el reino animal como la responsable de la tembladera y, ahora, de la enfermedad de las vacas locas. Pero los priones infecciosos, con la misma secuencia de aminoácidos, son diferentes. Ahora ya sabes que el doblamiento tridimensional de una proteína es crucial para su funcionamiento adecuado. Los priones infecciosos están plegados de manera muy diferente a los priones proteicos normales, que no provocan la enfermedad. Al igual que sucede con los juguetes Transformer[MR], una misma estructura puede adoptar apariencias completamente diferentes. Por desgracia, los priones infecciosos resisten los ataques del calor y de las enzimas capaces de descomponer sus contrapartes normales. ¿Cómo "se reproduce" el prión infeccioso? Prusiner y otros investigadores encontraron evidencia sólida que apoya una hipótesis radical: la proteína mal plegada interactúa con proteínas normales y provoca que éstas cambien su configuración, convirtiéndose así en una forma infecciosa. Después las nuevas proteínas mal plegadas continúan transformando más proteínas normales, en una reacción en cadena que se expande indefinidamente. Como en el caso de Charlene, en ocasiones toma años antes de que una cantidad suficiente de proteínas se transformen para provocar los síntomas de la enfermedad. Los científicos están investigando cómo ocurre el plegamiento anormal y por qué los priones mal plegados causan la enfermedad.

El trabajo de Stanley Prusiner condujo al reconocimiento de un proceso de la enfermedad totalmente novedoso. Por fortuna, la principal ventaja del método científico es que las hipótesis son susceptibles de probarse experimentalmente. Si repetidos experimentos apoyan una hipótesis, entonces incluso los principios bien establecidos científicamente —por ejemplo, que un agente infeccioso siempre contiene material genético— deben redefinirse. Aunque algunos científicos todavía insisten en que las proteínas no pueden ser infecciosas, las investigaciones de Prusiner son tan convincentes para la comunidad científica, que se le otorgó el Premio Nobel en 1997.

Piensa en esto Un trastorno llamado "caquexia crónica" se ha detectado en las poblaciones de alces y ciervos tanto en estado silvestre como en cautiverio, en diversas entidades del oeste de Estados Unidos. Al igual que la tembladera y la BSE, la caquexia crónica es una enfermedad neurológica mortal causada por priones. No se ha confirmado la existencia de casos de seres humanos con la enfermedad. Si fueras un cazador en una región afectada por este mal, ¿comerías carne de ciervo o de alce? Explica por qué.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

3.1 ¿Por qué el carbono es tan importante en las moléculas biológicas?

Las moléculas biológicas son tan diversas porque el átomo de carbono puede formar muchos tipos de enlaces. Esta capacidad, a la vez, permite a las moléculas orgánicas (aquellas con una estructura de átomos de carbono) adoptar muchas formas complejas como cadenas, ramificaciones y anillos. La presencia de grupos funcionales que se muestran en la tabla 3-1 produce una diversidad adicional entre molécula biológicas.

3.2 ¿Cómo se sintetizan las moléculas orgánicas?

Casi todas las moléculas biológicas grandes son polímeros que se sintetizan enlazando muchas subunidades más pequeñas (monómeros). Las cadenas de subunidades se conectan con enlaces covalentes creados mediante síntesis por deshidratación; las cadenas pueden romperse por reacciones de hidrólisis. Las moléculas biológicas más importantes se clasifican en carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Sus principales características se resumen en la tabla 3-2.

Web tutorial 3.1 Síntesis por deshidratación e hidrólisis

3.3 ¿Qué son los carbohidratos?

Los carbohidratos incluyen azúcares, almidones, quitina y celulosa. Los azúcares (monosacáridos y disacáridos) sirven temporalmente para almacenar energía y construir otras moléculas. Los almidones y el glucógeno son polisacáridos que sirven para almacenar energía a plazo más largo en plantas y animales, respectivamente. La celulosa forma las paredes celulares de las plantas y la quitina fortalece las cubiertas externas duras (exoesqueleto) de muchos invertebrados y varios tipos de hongos. Otras clases de polisacáridos forman las paredes celulares de las bacterias.

Web tutorial 3.2 Estructura y funciones de los carbohidratos

3.4 ¿Qué son los lípidos?

Los lípidos son moléculas no polares, insolubles en agua, con estructura química variada, que incluyen aceites, grasas, ceras, fosfolípidos y esteroides. Los lípidos se utilizan para almacenar energía (aceites y grasas) y para impermeabilizar el exterior de muchas plantas y animales (ceras); son el componente principal de las membranas celulares (fosfolípidos) y funcionan como hormonas (esteroides).

Web tutorial 3.3 Estructura y funciones de los lípidos

3.5 ¿Qué son las proteínas?

Las proteínas son cadenas de aminoácidos que poseen estructuras primaria, secundaria, terciaria y a veces cuaternaria. Tanto la estructura como la función de una proteína son determinadas por la secuencia de aminoácidos de la cadena, así como por la forma en que tales aminoácidos interactúan con su entorno y entre sí. Las proteínas pueden ser enzimas (que fomentan y dirigen reacciones

químicas), moléculas estructurales (pelo, cuerno), hormonas (insulina) o moléculas de transporte (hemoglobina).

Web tutorial 3.4 Estructura de las proteínas

3.6 ¿Qué son los ácidos nucleicos?
Las moléculas del ácido desoxirribonucleico (DNA) y del ácido ribonucleico (RNA) son cadenas de nucleótidos. Cada nucleótido se compone de un grupo fosfato, uno de azúcar y una base nitrogenada. Las moléculas formadas por nucleótidos individuales son los mensajeros intracelulares como el AMP cíclico y las moléculas portadoras de energía como el ATP.

Web tutorial 3.5 La estructura del DNA

TÉRMINOS CLAVE

aceite *pág. 44*
ácido desoxirribonucleico (DNA) *pág. 53*
ácido graso *pág. 44*
ácido nucleico *pág. 53*
ácido ribonucleico (RNA) *pág. 53*
almidón *pág. 42*
aminoácido *pág. 48*
azúcar *pág. 39*
carbohidrato *pág. 39*
celulosa *pág. 43*
cera *pág. 46*
desnaturalizada *pág. 51*
disacárido *pág. 39*
enlace peptídico *pág. 49*
enzima *pág. 47*
esteroide *pág. 46*
estructura cuaternaria *pág. 51*
estructura primaria *pág. 49*
estructura secundaria *pág. 49*
estructura terciaria *pág. 50*
fosfolípido *pág. 46*
glicerol *pág. 44*
glucógeno *pág. 43*
glucosa *pág. 40*
grasa *pág. 44*
grupo funcional *pág. 38*
hélice *pág. 49*
hidrólisis *pág. 39*
inorgánico *pág. 38*
insaturado *pág. 45*
lactosa *pág. 42*
lámina plegada *pág. 50*
lípido *pág. 44*
maltosa *pág. 42*
monómero *pág. 39*
monosacárido *pág. 39*
nucleótido *pág. 53*
orgánico *pág. 38*
péptido *pág. 49*
polímero *pág. 39*
polisacárido *pág. 39*
proteína *pág. 47*
puente disulfuro *pág. 48*
quitina *pág. 44*
sacarosa *pág. 42*
saturado *pág. 45*
síntesis por deshidratación *pág. 39*
trifosfato de adenosina (ATP) *pág. 54*
triglicérido *pág. 44*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. ¿Qué elementos son componentes comunes de las moléculas biológicas?
2. Menciona los cuatro tipos principales de moléculas biológicas, dando un ejemplo de cada uno.
3. ¿Qué papeles juegan los nucleótidos en los organismos vivos?
4. Una forma de convertir aceite de maíz en margarina (sólida a temperatura ambiente) es agregar átomos de hidrógeno, con lo cual se reduce el número de dobles enlaces en las moléculas de aceite. ¿Cómo se llama este proceso? ¿Por qué funciona?
5. Describe y compara la síntesis por deshidratación y la hidrólisis. Señala un ejemplo de sustancia formada por cada una de esas reacciones químicas y describe la reacción específica en cada caso.
6. Explica la diferencia entre monosacárido, disacárido y polisacárido. Menciona dos ejemplos de cada uno y señala sus funciones.
7. Describe la síntesis de una proteína a partir de aminoácidos. Luego describe las estructuras primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria de una proteína.
8. La mayoría de los materiales de soporte estructural de las plantas y los animales son polímeros de tipo especial. ¿Dónde hallaríamos celulosa? ¿Y quitina? ¿En qué se parecen estos dos polímeros? ¿En qué son diferentes?
9. ¿Qué tipos de enlaces o puentes entre las moléculas de queratina se alteran cuando el cabello *a*) se humedece y se deja secar en rizos y *b*) es objeto de un ondulado permanente?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Una pregunta anticipada para el capítulo 4: en el capítulo 2 vimos que las moléculas hidrofóbicas tienden a formar cúmulos cuando se sumergen en agua. En este capítulo aprendimos que un fosfolípido tiene una cabeza hidrofílica y colas hidrofóbicas. ¿Qué configuración crees que adopten los fosfolípidos sumergidos en agua?
2. La grasa contiene dos veces más calorías por unidad de peso que los carbohidratos, de manera que la grasa es una forma eficaz de almacenar energía para los animales, que necesitan moverse. Compara la forma en que las grasas y los carbohidratos interactúan con el agua, y explica por qué dicha interacción también confiere a las grasas una ventaja en cuanto a almacenamiento de energía eficaz, según el peso.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Burdick, A. "Cement on the Half Shell". *Discover,* febrero de 2003. Los mejillones producen un polímero proteico que es impermeable y muy resistente.

Gorman, J. "Trans Fat". *Science News*, 10 de noviembre de 2001. Repasa la estructura y el origen de las transgrasas y estudia su relación con las enfermedades del corazón.

Hill, J. W. y Kolb, D. K. *Chemistry for Changing Times.* 10a. ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 2004. Un texto de química para licenciaturas no científicas que es claro, ameno y totalmente disfrutable.

King, J., Haase-Pettingell, C. y Gossard, D. "Protein Folding and Misfolding". *American Scientist*, septiembre-octubre de 2002. El pliegue proteico constituye la clave para diversas funciones.

Kunzig, R., "Arachnomania". *Discover*, septiembre de 2001. Es un trabajo de investigación que busca desenmarañar el misterio de la seda de la araña y desarrollar un proceso para sintetizarla.

Prusiner, S. B. "Detecting Mad Cow Disease". *Scientific American*, julio de 2004. Un análisis revelador de los priones y de la enfermedad de las vacas locas, así como de una serie de técnicas para diagnóstico y futuros tratamientos posibles, escrito por el descubridor de los priones.

CAPÍTULO 4

Estructura y función de la célula



Apenas seis meses antes de tomar esta fotografía, este infante sufrió una quemadura muy severa en el tórax (véase el recuadro). En la actualidad, el tiempo de curación de estas heridas se ha reducido radicalmente y es posible eliminar casi por completo las cicatrices gracias a la piel bioartificial.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Repuestos para cuerpos humanos

4.1 ¿Qué es la teoría celular?

4.2 ¿Cuáles son las características básicas de las células?

Las funciones de las células limitan su tamaño

Todas las células tienen características comunes

Hay dos tipos básicos de células: procarióticas y eucarióticas

4.3 ¿Cuáles son las características principales de las células eucarióticas?

Las paredes celulares sirven de sostén a algunas células eucarióticas

El citoesqueleto brinda forma, soporte y movimiento

Investigación científica: En busca de la célula

Los cilios y flagelos mueven a la célula o a los líquidos para que éstos pasen por la célula

El núcleo es el centro de control de la célula eucariótica

El citoplasma eucariótico incluye un complejo sistema de membranas

Las vacuolas desempeñan muchas funciones, como regulación del agua, soporte y almacenamiento

Las mitocondrias extraen energía de las moléculas de alimento y los cloroplastos captan la energía solar

Las plantas utilizan plástidos para almacenamiento

4.4 ¿Cuáles son las características principales de las células procarióticas?

Las células procarióticas son pequeñas y poseen características superficiales especializadas

Las células procarióticas tienen menos estructuras especializadas dentro del citoplasma

Enlaces con la vida: Huéspedes indeseables

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Repuestos para cuerpos humanos



ESTUDIO DE CASO REPUESTOS PARA CUERPOS HUMANOS

"CREO QUE nunca había dado un grito tan desgarrador en mi vida." Así recuerda la mamá de un bebé aquel día tan terrible en que el aceite hirviendo que estaba en una sartén se derramó de la estufa sobre su hijo de 10 meses y que le provocó quemaduras en el 70 por ciento del cuerpo. "De inmediato llamé al servicio de emergencia y me dijeron que quitara la ropa al bebé, pero estaba toda pegada a la piel. Le quité los calcetines y la piel se desprendió con ellos". Si este accidente hubiera sucedido unas décadas atrás, las quemaduras habrían sido mortales. Actualmente, la única evidencia de esta quemadura en el pecho es que la piel se ve un poco arrugada. Zachary pudo sanar gracias a la maravillosa piel artificial creada por la bioingeniería.

La piel consiste en varios tipos de células especializadas con interacciones complejas. Las células exteriores (epiteliales) de la piel son maestras en la multiplicación, de manera que las quemaduras menores cicatrizan sin dejar huella. Sin embargo, si las capas interiores (dermis) se destruyen por completo, la cicatrización se produce lentamente a partir de las orillas de la herida. Las quemaduras profundas se tratan a menudo injertando piel, incluyendo la dermis que se toma de otras partes del cuerpo; pero para las quemaduras muy extensas, la carencia de piel sana hace imposible aplicar esta técnica. Hasta hace poco, la única alternativa era utilizar la piel de cadáveres o de cerdos. En el mejor de los casos, estos tejidos sirven como "vendajes biológicos" temporales porque el cuerpo de la víctima a la larga rechaza cualquiera de esas dos aplicaciones, y esto, por lo general, deja deformaciones y cicatrices extensas.

La disponibilidad de la piel de bioingeniería ha modificado en forma radical el pronóstico de quienes sufren quemaduras. El bebé, cuya foto aparece al inicio de este capítulo, fue tratado con este tipo de piel que contiene células de piel vivas, las cuales se obtienen del prepucio de los infantes que fueron circuncidados al nacer y que donan los padres. Después de que los prepucios se someten a cultivo en el laboratorio, una sola pulgada cuadrada de tejido puede suministrar células suficientes como para producir 250,000 pies cuadrados de piel artificial. Las células crecen bajo condiciones rigurosas y se siembran en bastidores de poliéster biodegradable de apariencia esponjosa. Luego, cuando la piel artificial está completa, se congela a −70°C (−94°F), una temperatura adecuada para que las células sobrevivan. La piel es enviada en hielo seco a los hospitales especializados en el tratamiento de pacientes con quemaduras.

Las células vivas de la piel de bioingeniería producen una variedad de proteínas, incluyendo las proteínas fibrosas que se forman en el exterior de las células de las capas normales profundas de la piel, y los factores de crecimiento celular que estimulan la regeneración de las capas más profundas de tejido y fomentan el desarrollo de nuevos vasos sanguíneos para nutrir el tejido. Conforme se va formando nuevo tejido dentro de los bastidores en el laboratorio, el poliéster se descompone en dióxido de carbono, oxígeno y agua.

La creación de la piel artificial demuestra nuestro creciente poder para manipular las células, las unidades fundamentales de la vida. Todos los seres vivos están formados de células, incluidos los tejidos y órganos que pueden resultar dañados por lesiones o enfermedades. Si en la actualidad los científicos son capaces de manipular las células para obtener piel artificial viva, ¿algún día serán capaces de esculpir las células para darles forma de huesos, hígados, riñones y pulmones?

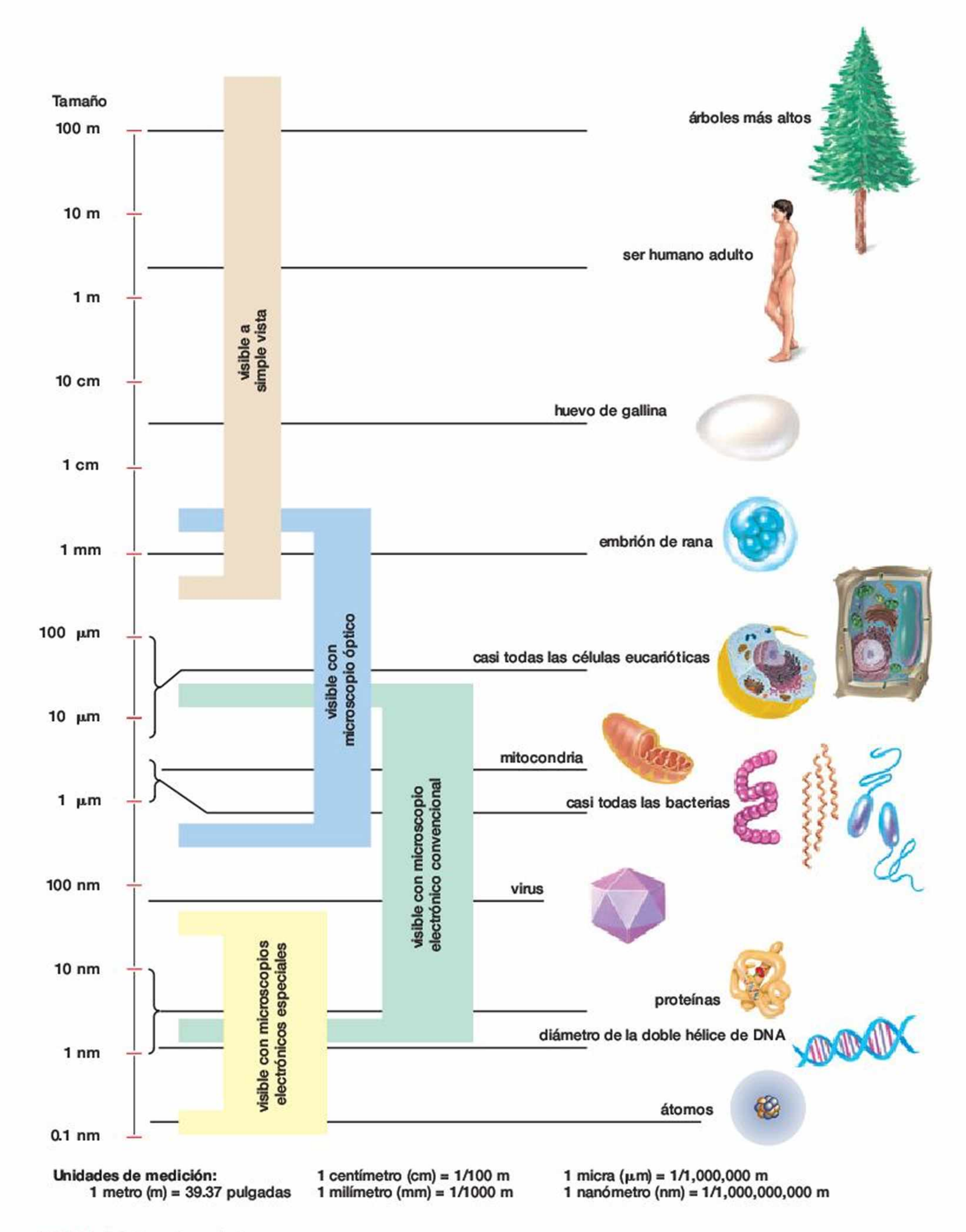


FIGURA 4-1 Tamaños relativos
Las dimensiones que suelen encontrarse en biología van desde unos 100 metros (altura de las secuoyas más altas) hasta unas cuantas micras (diámetro de la mayoría de las células) y unos cuantos nanómetros (diámetro de muchas moléculas grandes). Observa que en el sistema métrico (empleado casi exclusivamente en la ciencia en muchas regiones del mundo) se dan nombres distintos a las dimensiones que difieren en factores de 10, 100 y 1000.

4.1 ¿QUÉ ES LA TEORÍA CELULAR?

A fines de la década de 1850, el patólogo austriaco Rudolf Virchow escribió: "Todo animal aparece como un conjunto de unidades vitales, cada una de las cuales contiene todas las características de la vida". Además, Virchow predijo: "Todas las células provienen de células". El discernimiento de Virchow estaba basado en los cimientos establecidos por los microscopistas iniciales, como aprenderás más adelante en "Investigación científica: En busca de la célula". Los tres principios de la teoría celular moderna, que constituyen un precepto fundamental de la biología, se derivan en forma directa de las afirmaciones de Virchow:

- Todo organismo vivo se compone de una o más células.
- Los organismos vivos más pequeños son células individuales y las células son las unidades funcionales de los organismos multicelulares.
- Todas las células nacen de células preexistentes.

Todos los seres vivos, desde las bacterias microscópicas hasta un gigantesco roble y el cuerpo humano, están compuestos de células. Mientras que cada bacteria consiste en una sola célula relativamente simple, nuestro cuerpo consta de billones de células complejas, cada una especializada en desempeñar una enorme variedad de funciones. Para sobrevivir, todas las células deben obtener energía y nutrimentos de su ambiente, sintetizar una variedad de proteínas y otras moléculas necesarias para su crecimiento y reparación, y eliminar los desechos. Muchas células necesitan interactuar con otras. Para garantizar la continuidad de la vida, las células también deben reproducirse. Partes especializadas de cada célula, que describiremos en los siguientes apartados se encargan de realizar estas actividades.

4.2 ¿CUÁLES SON LAS CARACTERÍSTICAS BÁSICAS DE LAS CÉLULAS?

Las funciones de las células limitan su tamaño

Casi todas las células miden entre 1 y 100 micras (millonésimas de metro) de diámetro (FIGURA 4-1). Como son tan pequeñas, su descubrimiento tuvo que esperar la invención del microscopio. Desde que se observaron las primeras células a fines del siglo XVII, los científicos han ideado métodos cada vez más avanzados para estudiarlas, tal como se describe en "Investigación científica: En busca de la célula".

¿Por qué son pequeñas casi todas las células? La respuesta reside en su necesidad de intercambiar nutrimentos y desechos con su ambiente exterior a través de la membrana plasmática. Como aprenderás en el capítulo 5, muchos nutrimentos y desechos entran, salen o se desplazan dentro de las células por *difusión,* que es el movimiento de moléculas de lugares con alta concentración de esas moléculas a lugares con baja concentración. Este proceso relativamente lento requiere que ninguna parte de la célula esté muy retirada del ambiente exterior (véase la figura 5-17, en el siguiente capítulo).

Todas las células tienen características comunes

A pesar de su diversidad, todas las células —desde bacterias procarióticas y arqueas hasta protistas eucarióticos, hongos, plantas y animales— tienen características comunes, como se describe en los siguientes apartados.

La membrana plasmática encierra a la célula y media las interacciones entre la célula y su ambiente

Cada célula está rodeada por una membrana fluida y extremadamente delgada llamada **membrana plasmática** (FIGURA 4-2). Como aprenderás en el capítulo 5, ésta y otras membranas dentro de las células consisten en una bicapa fosfolipídica (véase el capítulo 3) en la que está incrustada una variedad de proteínas. La membrana plasmática desempeña tres funciones principales:

- Aísla el contenido de la célula del ambiente externo.
- Regula el flujo de materiales hacia dentro y hacia fuera de la célula.
- Permite la interacción con otras células y con el entorno extracelular.

Los componentes fosfolipídicos y proteicos de las membranas celulares desempeñan diferentes funciones. Cada fosfolípido tiene una cabeza hidrofílica (término que etimológicamente significa "amante del agua"), que mira hacia el interior o el exterior acuoso de la membrana. Aunque algunas moléculas pequeñas —incluidas las de oxígeno, dióxido de carbono y agua— son capaces de difundirse a través de ella, la bicapa fosfolipídica (que se refiere a la doble capa de moléculas) forma

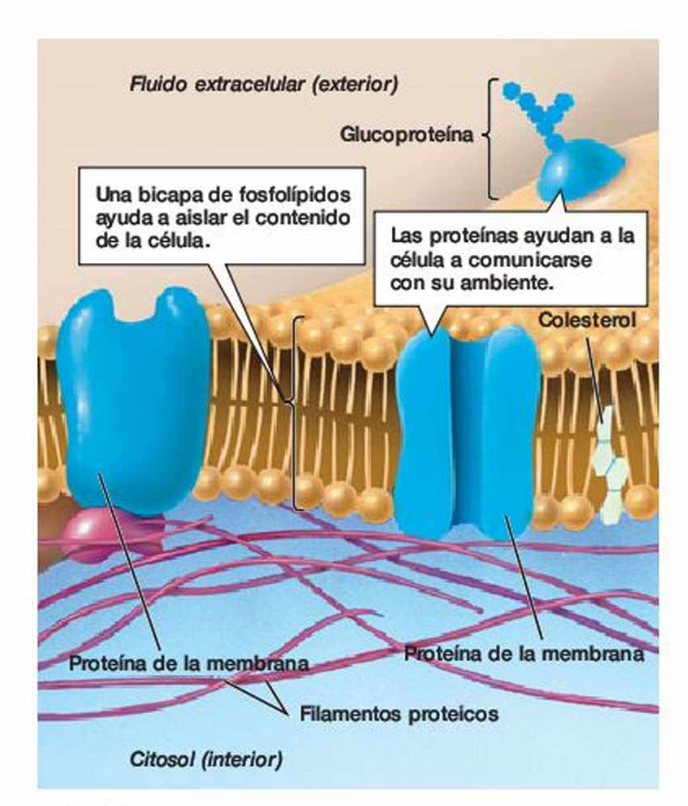


FIGURA 4-2 La membrana plasmática
La membrana plasmática encierra a la célula. Su estructura, parecida a la de todas las membranas celulares, consiste en una doble capa de moléculas fosfolípidas en la cual están incrustadas diversas proteínas.

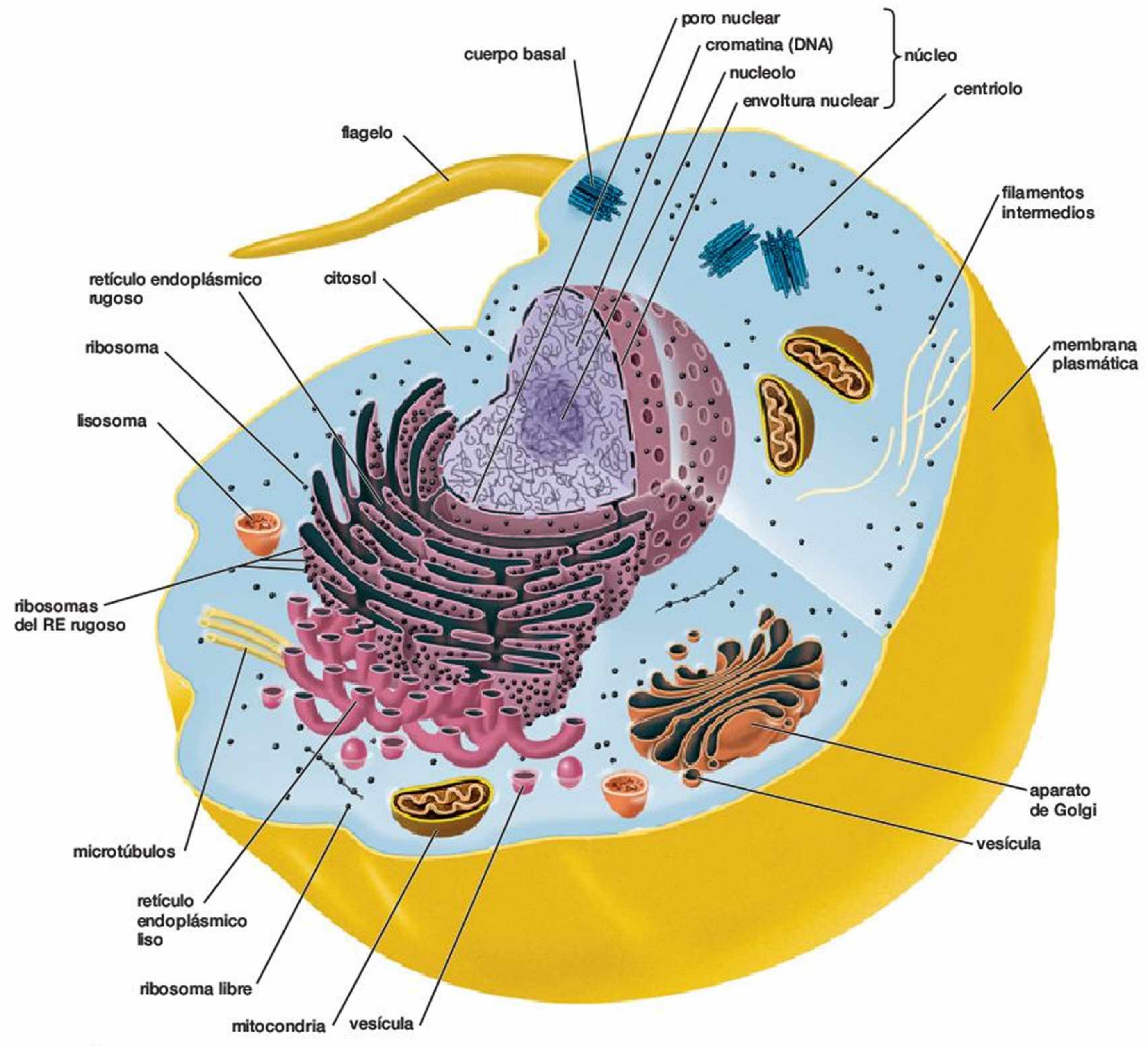


FIGURA 4-3 **Una célula animal representativa**

una barrera para la mayoría de las moléculas y los iones hidrofílicos. La bicapa fosfolipídica ayuda a aislar a la célula de su entorno, lo que le permite mantener las diferencias en las concentraciones de los materiales que hay dentro y fuera, y que son de tanta importancia para la vida.

En contraste, las proteínas facilitan la comunicación entre la célula y su entorno. Algunas de ellas permiten a moléculas específicas o iones moverse a través de la membrana plasmática, mientras que otras promueven las reacciones químicas dentro de la célula. Algunas proteínas de la membrana unen a las células, y otras reciben y responden a las señales de las moléculas (como las hormonas) en el líquido que rodea a la célula (véase la figura 4-2). En el capítulo 5, explicaremos la membrana plasmática con mayor detalle.

Todas las células contienen citoplasma

El **citoplasma** está formado por todo el material y estructuras que residen dentro de la membrana plasmática, pero fuera de la región de la célula que contiene DNA (**FIGURAS 4-3** y **4-4**). La porción fluida del citoplasma en las células procarióticas y eucarióticas, llamada **citosol**, contiene agua, sales y una variedad de moléculas orgánicas, que incluye proteínas, lípidos, carbohidratos, azúcares, aminoácidos y nucleótidos (véase el capítulo 3). El citoplasma incluye el citosol y una variedad de estructuras. Casi todas las actividades metabólicas de las células —las reacciones bioquímicas que permiten la vida— se efectúan en el citoplasma de la célula. Un ejemplo de ello es la síntesis de las proteínas. El proceso complejo ocurre en

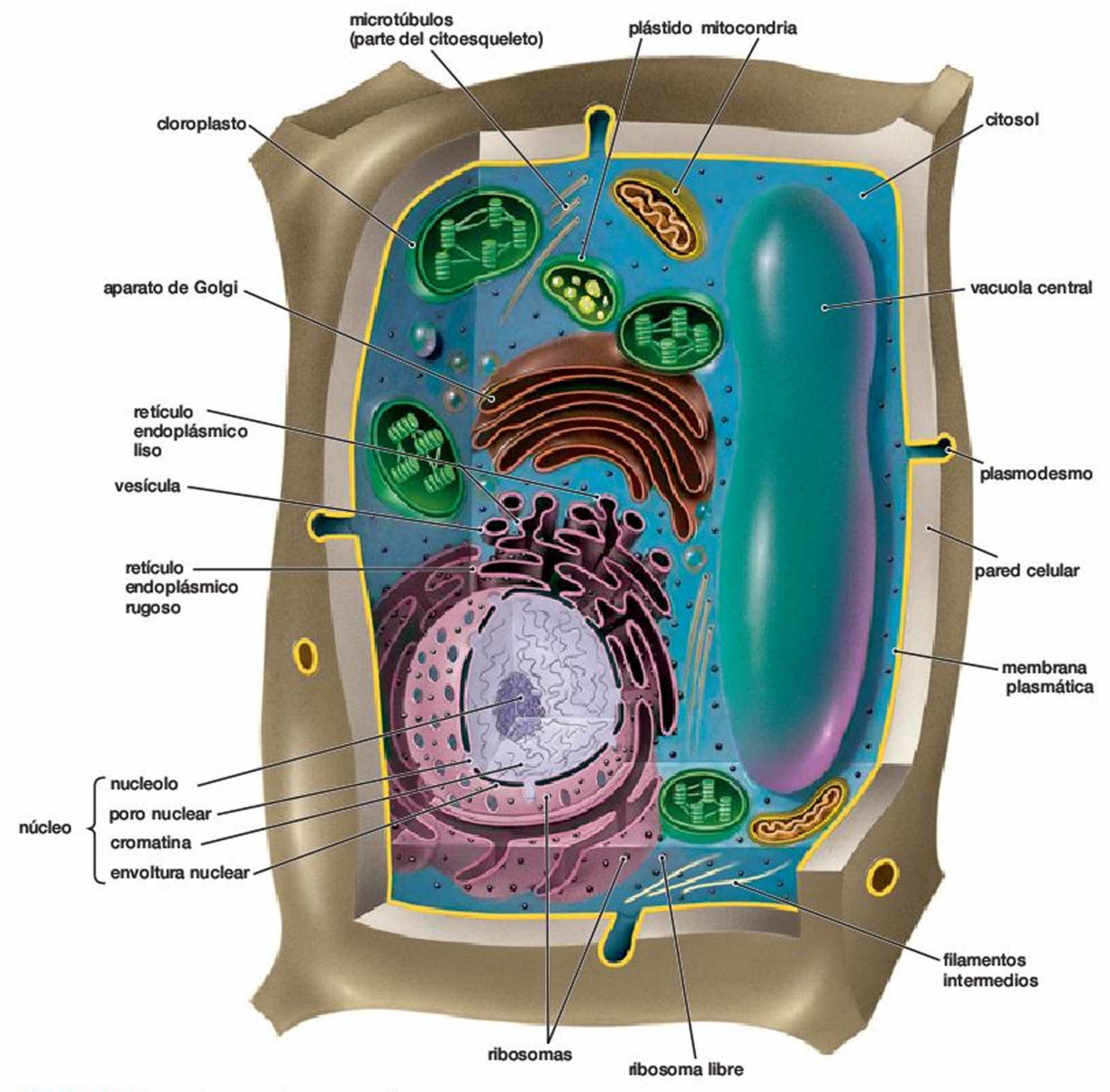


FIGURA 4-4 **Una célula vegetal representativa**

las estructuras especiales llamadas *ribosomas,* que se encuentran en el citoplasma de todas las células. Los diversos tipos de proteínas sintetizadas por las células incluyen aquellas que se encuentran en las membranas celulares y enzimas que permiten que ocurran las reacciones metabólicas, como veremos en el capítulo 6.

Todas las células usan el DNA como plano de la herencia y el RNA para copiar y ejecutar la instrucción

Cada célula contiene material genético, un plano heredado que almacena las instrucciones para hacer todas las demás partes de la célula y producir nuevas células. El material genético de todas las células es el **ácido desoxirribonucleico** (*deoxyribonucleic acid*, **DNA**). Esta fascinante molécula, que se estudiará en forma detallada en el capítulo 9, contiene genes que consisten en secuencias precisas de nucleótidos (véase el capítulo 3). Durante la división celular, las "células madre" u originales, transmiten copias exactas de su DNA a su descendencia o "células hijas". El **ácido ribonucleico** (*ribonucleic acid*, **RNA**) está químicamente relacionado con el DNA y tiene varias formas que copian el plano de los genes del DNA, por lo que ayuda a construir proteínas tomando como base ese plano. Todas las células contienen RNA.

Todas las células obtienen energía y nutrimentos de su ambiente

Para mantener su increíble complejidad, todas las células deben obtener y gastar energía en forma continua. Como expli-

caremos en los capítulos 6, 7 y 8, prácticamente toda la energía que impulsa la vida en la Tierra proviene de la luz solar. Las células que pueden captar esta energía directamente la suministran para casi todas las demás formas de vida. Los bloques de construcción de las moléculas biológicas, como el carbono, nitrógeno, oxígeno y diversos minerales, provienen en última instancia del ambiente: el aire, el agua, las rocas y otras formas de vida. Todas las células obtienen los materiales para generar las moléculas de la vida y la energía para sintetizarlas, de su ambiente vivo y del inanimado.

Hay dos tipos básicos de células: procarióticas y eucarióticas

Todas las formas de vida se componen de sólo dos tipos diferentes y fundamentales de células. Las **células procarióticas** (término que proviene del griego y significa "antes del núcleo"; véase la figura 4-20a) forman los "cuerpos" de **bacterias** y **arqueas,** las formas de vida más simples sobre la Tierra. Las **células eucarióticas** (que proviene del griego y significa "núcleo verdadero"; véase las figuras 4-3 y 4-4) son mucho más complejas y se encuentran en cuerpos de animales, plantas, hongos y protistas. Como implican sus nombres, una diferencia notable entre las células procarióticas y las eucarióticas es el hecho de que el material genético de las células eucarióticas está contenido dentro de un núcleo encerrado por una membrana. En contraste, el material genético de las células procarióticas no está contenido dentro de una membrana. Otras estructuras encerradas por membrana, llamadas *organelos,* contribuyen a la mayor complejidad estructural de las células eucarióticas. La **tabla 4-1** resume las características de las células procarióticas y eucarióticas, las cuales explicaremos en los siguientes apartados.

Tabla 4-1 Funciones y distribución de las estructuras celulares

Estructura	Función	Procariotas	Eucariotas: plantas	Eucariotas: animales
Superficie celular				
Pared celular	Protege y da soporte a la célula	presente	presente	ausente
Cilios	Mueven la célula mediante fluidos o hacen pasar fluido por la superficie celular	ausente	ausente	presente
Flagelos	Mueven la célula mediante fluidos	presente[1]	presente[2]	presente
Membrana plasmática	Aísla el contenido de la célula del ambiente; regula el movimiento de materiales hacia dentro y fuera de la célula; comunica con otras células	presente	presente	presente
Organización del material genético				
Material genético	Codifica información necesaria para construir la célula y controlar la actividad celular	DNA	DNA	DNA
Cromosomas	Contienen y controlan el uso de DNA	Únicos, circulares, sin proteínas	Muchos, lineales, con proteínas	Muchos, lineales, con proteínas
Núcleo	Contiene cromosomas, está delimitado por una membrana	ausente	presente	presente
Envoltura nuclear	Encierra al núcleo, regula el movimiento de materiales hacia dentro y fuera del núcleo	ausente	presente	presente
Nucleolo	Sintetiza ribosomas	ausente	presente	presente
Estructuras citoplásmicas				
Mitocondrias	Producen energía por metabolismo aeróbico	ausente	presente	presente
Cloroplastos	Realizan fotosíntesis	ausente	presente	ausente
Ribosomas	Sitio para la síntesis de proteínas	presente	presente	presente
Retículo endoplásmico	Sintetiza componentes de la membrana, proteínas y lípidos	ausente	presente	presente
Aparato de Golgi	Modifica y empaca proteínas y lípidos; sintetiza algunos carbohidratos	ausente	presente	presente
Lisosomas	Contienen enzimas digestivas intracelulares	ausente	presente	presente
Plástidos	Almacenan alimento y pigmentos	ausente	presente	ausente
Vacuola central	Contiene agua y desechos; brinda presión de turgencia como soporte de la célula	ausente	presente	ausente
Otras vesículas y vacuolas	Transportan productos de secreción; contienen alimentos obtenidos mediante fagocitosis	ausente	presente	presente
Citoesqueleto	Da forma y soporte a la célula; coloca y mueve partes de la célula	ausente	presente	presente
Centriolos	Producen los microtúbulos de cilios y flagelos, y aquellos que forman el huso durante la división de las células animales	ausente	ausente (en casi todos)	presente

[1]Algunos procariotas tienen estructuras llamadas *flagelos,* pero éstos no están hechos de microtúbulos y se mueven fundamentalmente de manera distinta de como lo hacen los flagelos de las células eucarióticas.

[2]Unos cuantos tipos de plantas tienen esperma flagelado.

4.3 ¿CUÁLES SON LAS CARACTERÍSTICAS PRINCIPALES DE LAS CÉLULAS EUCARIÓTICAS?

Las células eucarióticas se localizan en animales, plantas, protistas y hongos, así que, como podrás imaginar, estas células son extremadamente diversas. Dentro del cuerpo de cualquier organismo multicelular existe una variedad de células eucarióticas especializadas en desempeñar diferentes funciones. En contraste, los organismos unicelulares de los protistas y de algunos hongos deben ser lo suficientemente complejos como para realizar todas las actividades necesarias que permiten la vida, el crecimiento y la reproducción de manera independiente. Aquí hacemos énfasis en las células de las plantas y animales; la estructura especializada de los protistas y hongos se explicará con mayor detalle en los capítulos 20 y 21, respectivamente.

Las células eucarióticas difieren de las procarióticas en muchos aspectos. Por ejemplo, las células eucarióticas, por lo regular, son más grandes que las procarióticas, ya que suelen medir más de 10 micras de diámetro. El citoplasma de las células eucarióticas alberga una diversidad de **organelos**, que son estructuras encerradas dentro de membranas que realizan funciones específicas dentro de la célula, como el núcleo y las mitocondrias. El **citoesqueleto**, una red de fibras proteicas, da forma y organización al citoplasma de las células eucarióticas. Muchos de los organelos están adheridos al citoesqueleto.

Las figuras 4-3 y 4-4 ilustran las estructuras que se encuentran en las células de animales y vegetales, respectivamente, aunque pocas células individuales poseen todos los elementos que se muestran en estas imágenes. Cada tipo de célula tiene unos cuantos organelos únicos que no se encuentran en el otro. Las células vegetales, por ejemplo, están rodeadas por una *pared celular*, y contienen cloroplastos, plástidos y una vacuola central. Solamente las células animales poseen centriolos. Resultará útil consultar estas ilustraciones conforme describamos las estructuras de la célula con mayor detalle. Los componentes principales de las células eucarióticas (véase la tabla 4-1) se explican con mayor detalle en los siguientes apartados.

Las paredes celulares sirven de sostén a algunas células eucarióticas

Las superficies exteriores de las plantas, hongos y algunos protistas tienen recubrimientos relativamente rígidos y sin vida que se llaman paredes celulares, las cuales soportan y protegen la delicada membrana plasmática. Los protistas unicelulares que viven en el océano pueden tener estas paredes hechas de celulosa, proteínas y silicio brillante (véase el capítulo 20). Las paredes celulares de las plantas están compuestas de celulosa y otros *polisacáridos*, mientras que las paredes celulares de los hongos están hechas de polisacáridos y quitina (un polisacárido modificado, que se describió en el capítulo 3). Las células procarióticas también tienen paredes celulares, hechas de un armazón parecido a la quitina al cual se adhieren las cadenas cortas de aminoácidos y otras moléculas.

Las paredes celulares son producidas por las células a las que rodean. Las células vegetales secretan celulosa a través de sus membranas plasmáticas formando así la *pared celular primaria*. Muchas células vegetales, cuando maduran y cesa su crecimiento, secretan más celulosa y otros polisacáridos debajo de la pared primaria para formar una *pared celular secundaria,* empujando a la pared celular primaria lejos de la membrana plasmática. Las paredes celulares primarias de las células contiguas se unen por medio de la *laminilla intermedia*, una capa hecha principalmente del polisacárido *pectina* (FIGURA 4-5). Si alguna vez has preparado o disfrutado de la jalea de fruta, entonces te interesará saber que la pectina de las paredes celulares de la fruta es la que le da la consistencia de jalea.

Las paredes celulares soportan y protegen a las células que de otra manera serían frágiles. Por ejemplo, las paredes celulares permiten a las plantas y setas resistir la fuerza de la gravedad y del viento y permanecer erguidas en el suelo. Los troncos de los árboles, compuestos en la mayor parte de celulosa y otros materiales que se forman a lo largo del tiempo y que son capaces de soportar cargas excesivas, son una prueba contundente de la resistencia de las paredes celulares.

Las paredes celulares por lo general son porosas, lo que permite al oxígeno, dióxido de carbono y agua, junto con las moléculas disueltas, moverse con facilidad a través de ellas. La estructura que rige las interacciones entre una célula y su ambiente exterior es la membrana plasmática, la cual está situada justo debajo de la pared celular (cuando ésta existe). La membrana plasmática se explicó al inicio de este capítulo y se explicará a fondo en el capítulo 5.

El citoesqueleto brinda forma, soporte y movimiento

Los organelos y otras estructuras dentro de las células eucarióticas no se desplazan a la deriva o de manera aleatoria alrededor del citoplasma; la mayoría de ellos están adheridos al armazón de las fibras proteicas que forma el citoesqueleto (FIGURA 4-6). Incluso las enzimas individuales, que a menudo

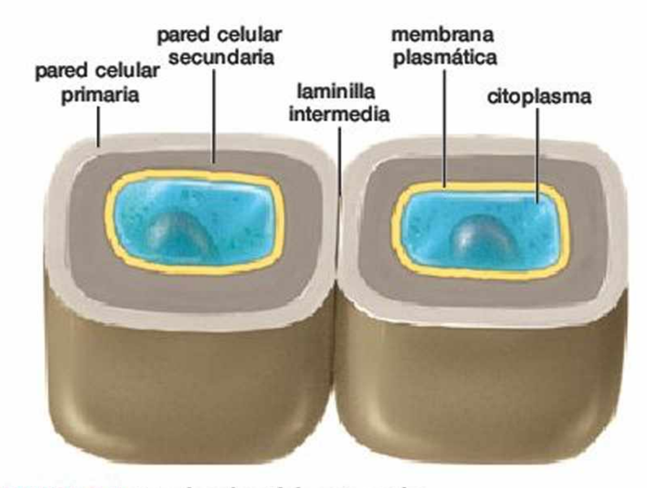


FIGURA 4-5 Paredes de células vegetales
Las paredes celulares primaria y secundaria están hechas principalmente de celulosa. Las células en crecimiento tienen sólo una pared celular primaria flexible. Algunas células vegetales, cuando llegan a la madurez, secretan la pared celular secundaria, que es más rígida. Las células contiguas están unidas por una laminilla intermedia hecha de pectina.

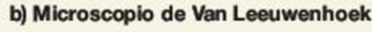
La comprensión humana de la naturaleza celular de la vida llegó lentamente. En 1665, el científico e inventor inglés Robert Hooke informó sobre sus observaciones con un microscopio rudimentario. Dirigió este instrumento a un "trozo de corcho... extremadamente delgado" y vio una "multitud de cajitas" (**FIGURA E4-1a**). Hooke llamó "células" (celdillas) a estas pequeñas cajas porque pensó que se parecían a los diminutos cuartos, o celdas, donde habitaban los monjes. El corcho proviene de la corteza exterior seca del alcornoque, una especie de roble, y ahora sabemos que lo que Hooke observó fueron las paredes celulares sin vida que rodean a todas las células vegetales. Hooke escribió que en los robles vivos y otras plantas, "estas células están llenas de jugos".

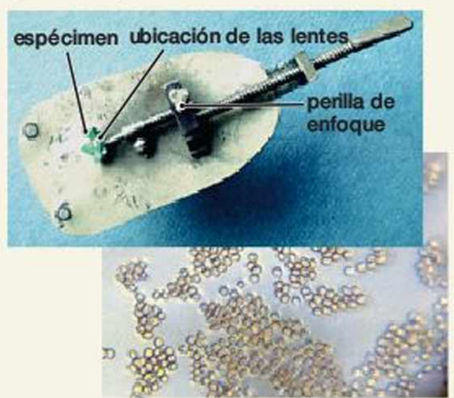
En la década de 1670, el microscopista holandés Anton Van Leeuwenhoek construyó microscopios simples para observar un mundo hasta entonces desconocido. Como era un científico aficionado autodidacta, sus descripciones de la miríada de "animáculos" (como llamaba a los protistas) que viven en el agua de lluvia, de estanques o de pozos, causó gran conmoción porque en esos días el agua se consumía sin someterla a ningún tratamiento. Con el tiempo, Van Leeuwenhoek hizo cuidadosas observaciones de una extensa gama de especímenes microscópicos, como glóbulos rojos, espermatozoides y huevecillos de insectos pequeños, como gorgojos, pulgones y pulgas. Sus descubrimientos asestaron un duro golpe a la creencia común en la generación espontánea; en esa época se creía que las pulgas ¡salían espontáneamente de la arena o del polvo, y los gorgojos de los granos! Aunque los microscopios fabricados por Van Leeuwenhoek parecían ser más rudimentarios que los de Hooke, daban imágenes más claras y mayor amplificación (**FIGURA E4-1b**).

Transcurrió más de un siglo antes de que los biólogos empezaran a comprender el papel que desempeñan las células en la vida de nuestro planeta. Los microscopistas notaron primero que muchas plantas constan en su totalidad de células. La gruesa pared que rodea a todas las células vegetales, que Hooke vio por primera vez, facilitó sus observaciones. Sin embargo, no fue posible observar las células animales sino hasta la década de 1830, cuando el zoólogo alemán Theodor Schwann vio que el cartílago contiene células que "se parecen notoriamente a las

a) Microscopio del siglo XVII y células de corcho







c) Microscopio electrónico



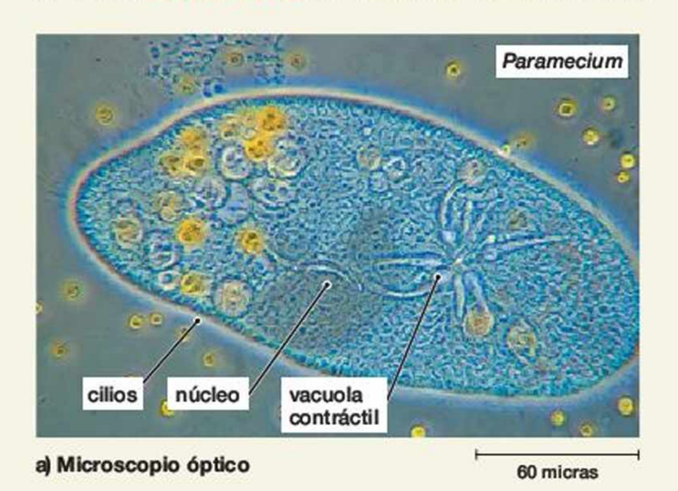
FIGURA E4-1 Microscopios de ayer y hoy
a) Dibujos de las células del corcho hechos por Robert Hooke, según lo que vio con uno de los primeros microscopios ópticos, similar al que se muestra aquí. Sólo se distinguen las paredes celulares. ***b)*** Uno de los microscopios de Van Leeuwenhoek y la fotografía de células sanguíneas tomada a través de uno de ellos. El espécimen se observa a través de un pequeño orificio situado justo debajo de la lente. ***c)*** Este microscopio electrónico es capaz de realizar tanto el barrido como la transmisión de la microscopia electrónica.

células de las plantas". En 1839, después de años de estudiar las células, Schwann se sintió lo bastante confiado como para publicar su *teoría celular*, que consideraba a las células como partículas elementales, tanto de plantas como de animales. Para mediados del siglo XIX, el botánico alemán Matthias Schleiden refinó aún más la concepción científica de las células cuando escribió: "Es... fácil percibir que el proceso vital de las células individuales debe constituir la primera y absolutamente indispensable base fundamental [de la vida]."

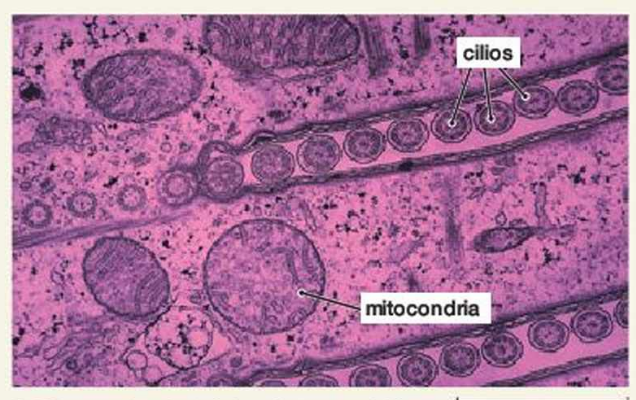
A partir de los esfuerzos, precursores de Robert Hooke y Anton van Leeuwenhoek, los biólogos, físicos e ingenieros han colaborado en la invención de diversos microscopios avanzados para estudiar la célula y sus componentes.

Los *microscopios ópticos* usan lentes, casi siempre de vidrio, para enfocar los rayos de luz que pasan a través de un espécimen, o bien, que rebotan en éste, amplificando así la imagen. Estos microscopios ofrecen una amplia gama de imágenes, dependiendo de cómo se ilumine el espécimen y de si se le ha teñido o no (**FIGURA E4-2a**). El *poder de resolución* de los microscopios ópticos, es decir, la estructura más pequeña que puede verse, es de aproximadamente 1 micra (una millonésima de metro).

Los *microscopios electrónicos* (**FIGURA E4-1c**) utilizan haces de electrones en vez de luz, que se enfocan por medio de campos magnéticos y no de lentes. Algunos tipos de microscopios electrónicos permiten observar estructuras de unos cuantos nanómetros (mil millonésimas de metro). Los *microscopios electrónicos de transmisión* (*transmission electron microscopes*, TEM) hacen pasar electrones a través de un espécimen delgado y pueden revelar los detalles de la estructura celular interna, incluidos los organelos y las membranas plasmáticas (**FIGURA E4-2b**). Los *microscopios electrónicos de barrido* (*scanning electron microscopes*, SEM) rebotan electrones en especímenes que se han recubierto con metales y ofrecen imágenes tridimensionales. Estos SEM permiten observar los detalles superficiales de estructuras cuyo tamaño varía desde insectos enteros hasta células e incluso organelos (**FIGURA E4-2c,d**).



a) Microscopio óptico



b) Microcopio electrónico de transmisión

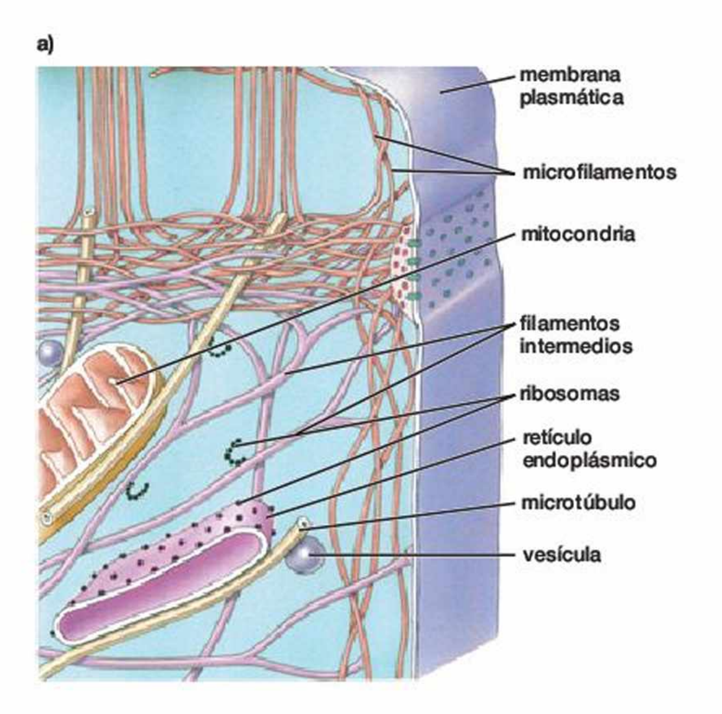
70 micras

c) Microscopio electrónico de barrido

0.5 micras

d) Microscopio electrónico de barrido

FIGURA E4-2 Comparación de imágenes microscópicas
a) *Paramecium* vivo (protista unicelular de agua dulce) visto a través de un microscopio óptico. ***b)*** Fotografía por TEM con color falso de un *Paramecium*, que muestra las secciones de las mitocondrias y de las bases de los cilios que cubren a esta asombrosa célula. ***c)*** Fotografía por SEM de algunos ejemplares de *Paramecium*, cubiertos de cilios. ***d)*** Fotografía por SEM con una amplificación mucho mayor, que muestra las mitocondrias (a muchas de las cuales se realizó un corte) dentro del citoplasma.



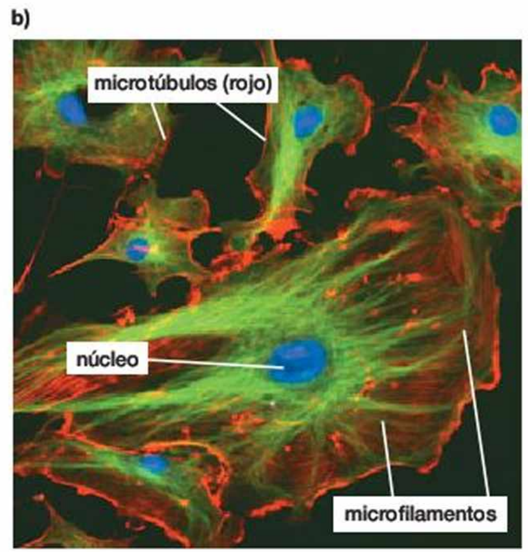


FIGURA 4-6 El citoesqueleto
a) El citoesqueleto le da forma y organización a las células eucarióticas; está formado por tres tipos de proteínas: microtúbulos, filamentos intermedios y microfilamentos. *b)* Esta célula del revestimiento de la arteria de una vaca ha sido tratada con tinturas fluorescentes para observar los microtúbulos, los microfilamentos y el núcleo.

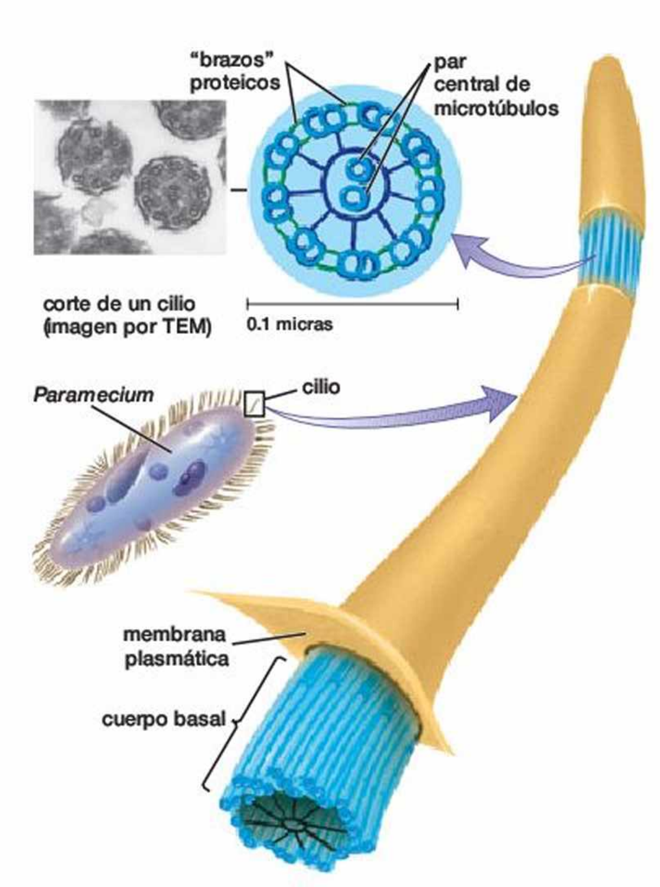


FIGURA 4-7 Cilios y flagelos
Tanto los cilios como los flagelos contienen microtúbulos dispuestos en un anillo externo de nueve pares fusionados de microtúbulos que rodean a un par central no fusionado. Los pares externos tienen "brazos" hechos de proteína que interactúan con los pares contiguos para brindar la fuerza necesaria que permita la flexión. Los cilios y flagelos nacen de los cuerpos basales ubicados justo debajo de la membrana plasmática.

forman parte de vías metabólicas complejas, pueden sujetarse en secuencia al citoesqueleto, de manera que las moléculas logran pasar de una enzima a la siguiente en un orden correcto para una transformación química particular. Varios tipos de fibras proteicas, incluidas los **microfilamentos** delgados, los **filamentos intermedios** de grosor mediano, y los **microtúbulos** gruesos, forman al citoesqueleto.

El citoesqueleto desempeña las siguientes funciones importantes:

- *Da forma a la célula.* En las células sin pared celular, el citoesqueleto, en especial la red de filamentos intermedios, determina la forma de la célula.
- *Movimiento celular.* El ensamblado, desensamblado y deslizamiento de los microfilamentos y microtúbulos producen el movimiento celular. Ejemplos del movimiento celular incluyen el desplazamiento de los protistas unicelulares por medio de sus cilios, el nado del esperma y la contracción de las células musculares.
- *Movimiento de organelos.* Los microtúbulos y microfilamentos mueven organelos de un lugar a otro dentro de la célula. Por ejemplo, los microfilamentos se adhieren a las vesículas formadas durante la *endocitosis*, cuando la membrana plasmática envuelve partículas grandes, y tiran de esas vesículas para introducirlas en la célula (véase el capítulo 5). Las vesículas estranguladas por el *retículo endoplásmico* (RE) y el *aparato de Golgi* probablemente son guiadas también por el citoesqueleto.
- *División celular.* Los microtúbulos y microfilamentos son fundamentales para la división celular en las células eucarióticas. Primero, cuando los núcleos eucarióticos se divi-

den, unos microtúbulos llevan los *cromosomas* (paquetes de material genético) a los núcleos hijos. Segundo, las células animales se dividen cuando se contrae un anillo de microfilamentos, estrangulando a la célula progenitora "madre" alrededor de la "cintura" para formar dos nuevas células "hijas". Los **centriolos** (véase la figura 4-3), que forman el huso que ayuda a la distribución del material genético durante la división celular animal, están constituidos por microtúbulos. La división celular se explica con mayor detalle en el capítulo 11.

Los cilios y flagelos mueven a la célula o a los líquidos para que éstos pasen por la célula

Tanto los **cilios** (del latín, "pestañas") como los **flagelos** ("látigos") son delgadas extensiones de la membrana plasmática, soportadas internamente por los microtúbulos del citoesqueleto. Cada cilio y flagelo contiene un anillo de nueve pares de microtúbulos, con otro par en el centro (**FIGURA 4-7**). Estos microtúbulos, que se extienden en toda la longitud del cilio o flagelo, se dirigen hacia arriba desde un **cuerpo basal** (derivado de un centriolo; véase la figura 4-3) anclado justo debajo de la membrana plasmática.

Diminutos "brazos" proteicos unen a los pares adyacentes de microtúbulos de los cilios y flagelos. Cuando estos brazos se flexionan, deslizan un par de microtúbulos respecto a los pares adyacentes, lo que hace que el cilio o el flagelo se mueva. La energía liberada por el trifosfato de adenosina (ATP) hace posible el movimiento de los "brazos" proteicos durante el deslizamiento de los microtúbulos. Los cilios y flagelos a menudo se mueven de forma casi continua; las mitocondrias, que normalmente abundan cerca de los cuerpos basales, suministran la energía para impulsar este movimiento.

Las principales diferencias entre los cilios y flagelos radican en su longitud, número y dirección de la fuerza que generan. Por lo regular, los cilios son más cortos y más numerosos que los flagelos e imparten una fuerza en dirección paralela a la membrana plasmática, como los remos de una lancha. Esto se logra mediante un movimiento de "remado" (**FIGURA 4-8a**, izquierda). Los flagelos son más largos y menos numerosos e imparten una fuerza perpendicular a la membrana plasmática, como la hélice de una lancha de motor (**FIGURA 4-8b**, izquierda).

Algunos organismos unicelulares, como el *Paramecium* (véase la figura E4-2a, c), utilizan cilios para nadar en el agua; otros utilizan flagelos. Algunos invertebrados acuáticos pequeños nadan al batir, en forma coordinada, sus hileras de cilios como los remos de las antiguas galeras romanas. Los cilios animales, por lo general, desplazan los fluidos y las partículas suspendidas para hacerlos pasar por una superficie. Las células ciliadas revisten estructuras tan diversas como las branquias de los ostiones (donde mueven sobre éstas el agua rica en alimento y oxígeno), los oviductos de las hembras de mamíferos (donde desplazan los óvulos del ovario al útero a través de fluidos), y las vías respiratorias de casi todos los vertebrados terrestres (despejando el moco que lleva residuos y microorganismos de la tráquea y pulmones; figura 4-8a, derecha). Casi todos los espermas de animales y algunos tipos de las células espermáticas vegetales dependen de los flagelos para moverse (figura 4-8b, derecha).

El núcleo es el centro de control de la célula eucariótica

El DNA de una célula almacena toda la información necesaria para construir ésta y dirigir las innumerables reacciones

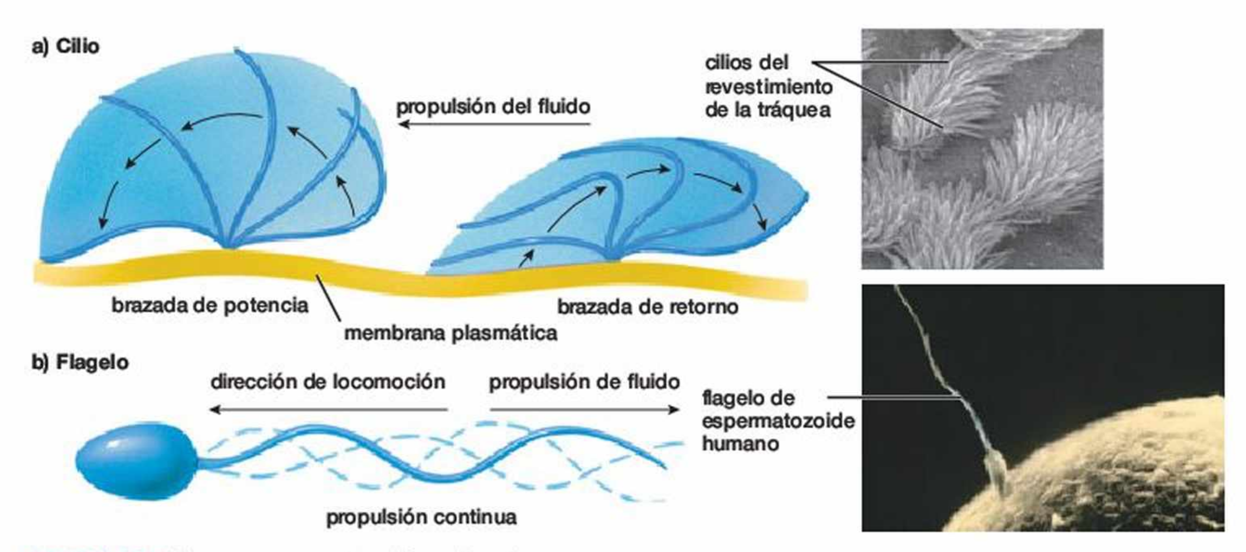
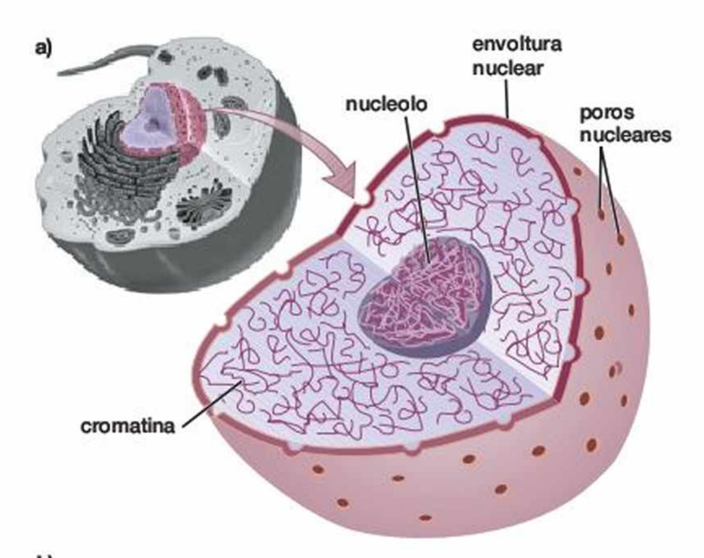


FIGURA 4-8 Cómo se mueven los cilios y flagelos
a) (Izquierda) Los cilios normalmente "reman", impartiendo un movimiento paralelo a la membrana plasmática. Su movimiento se asemeja a los brazos de una persona cuando nada con brazada de pecho. (Derecha) Fotografía por SEM de los cilios que revisten la tráquea (la cual conduce aire a los pulmones); estos cilios expulsan el moco y las partículas atrapadas. ***b)*** (Izquierda) Los flagelos tienen un movimiento ondulatorio y dan propulsión continua perpendicular a la membrana plasmática. De esta forma, un flagelo unido a un espermatozoide puede impulsarlo hacia delante. (Derecha) Espermatozoide humano en la superficie de un óvulo.



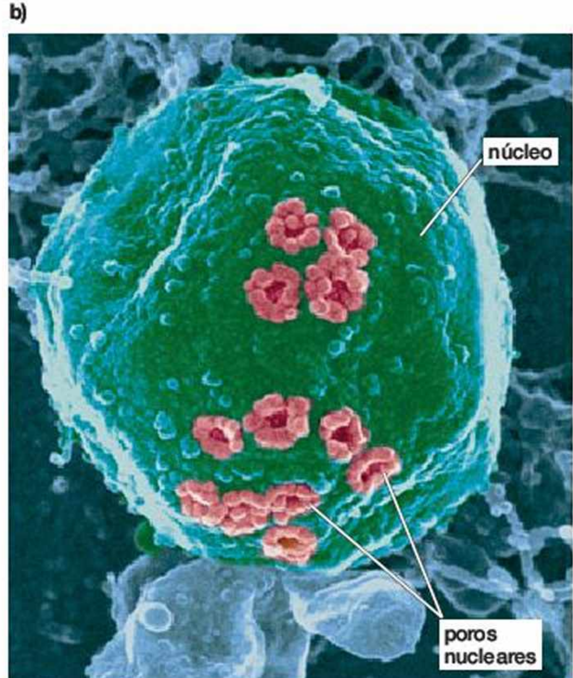


FIGURA 4-9 El núcleo
a) El núcleo está delimitado por una doble membrana exterior. En el interior hay cromatina y un nucleolo. *b)* Micrografía electrónica de una célula de levadura que se congeló y rompió para revelar sus estructuras internas. Se distingue con claridad el enorme núcleo y los poros que penetran su membrana nuclear. Las estructuras de color rosa son las "proteínas guardianes" que revisten los poros.

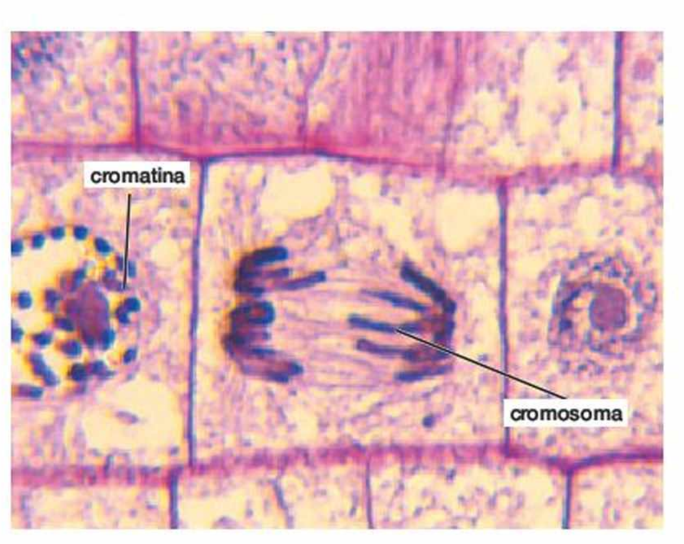


FIGURA 4-10 Cromosomas
Los cromosomas, visibles aquí en una micrografía óptica de una célula que se divide (a la derecha) en la punta de una raíz de cebolla, contienen el mismo material (DNA y proteínas), pero en un estado más compacto, que la cromatina que se observa en las células adyacentes, que no están en proceso de división.

químicas necesarias para la vida y la reproducción. La célula emplea la información genética del DNA en forma selectiva, dependiendo de su etapa de desarrollo, de las condiciones de su ambiente y de su función en un cuerpo multicelular. En las células eucarióticas, el DNA se aloja dentro del núcleo.

El **núcleo** es un organelo (comúnmente el más grande de la célula) que consta de tres partes principales: *envoltura nuclear, cromatina* y *nucleolo,* que se muestran en la **FIGURA 4-9** y se describen en los siguientes apartados.

La envoltura nuclear permite el intercambio selectivo de materiales

El núcleo se aísla del resto de la célula por medio de una **envoltura nuclear** que consta de una doble membrana, la cual está perforada por diminutos canales revestidos de membrana que reciben el nombre de *poros nucleares*. El agua, iones y moléculas pequeñas como las de ATP pueden pasar libremente por tales poros, pero el paso de moléculas grandes sobre todo de proteínas, trozos de ribosomas y RNA se regula mediante "proteínas portero" que revisten cada poro nuclear. La membrana nuclear exterior tiene ribosomas incrustados y es continuación de las membranas del retículo endosplásmico rugoso, que explicaremos más adelante (véase las figuras 4-3 y 4-4).

La cromatina consta de DNA, que codifica la síntesis de proteínas

Puesto que el núcleo adquiere un color intenso con los tintes comunes empleados en la microscopia óptica, los primeros investigadores en esta rama, al desconocer su función, llamaron **cromatina** al material nuclear, que significa "sustancia coloreada". Los biólogos, desde entonces, han descubierto que la cromatina consta de DNA asociado con proteínas. El DNA eucariótico y sus proteínas asociadas forman largas cadenas llamadas **cromosomas** ("cuerpos coloreados"). Cuando las células se dividen, cada cromosoma se enrolla y se vuelve más grueso y corto. Los cromosomas "condensados" resultantes se pueden ver con facilidad aun con microscopios ópticos (**FIGURA 4-10**).

Los genes en el DNA aportan un plano o "código molecular" para una inmensa diversidad de proteínas. Algunas de éstas forman los componentes estructurales de la célula. Otras regulan el movimiento del material a través de las membra-

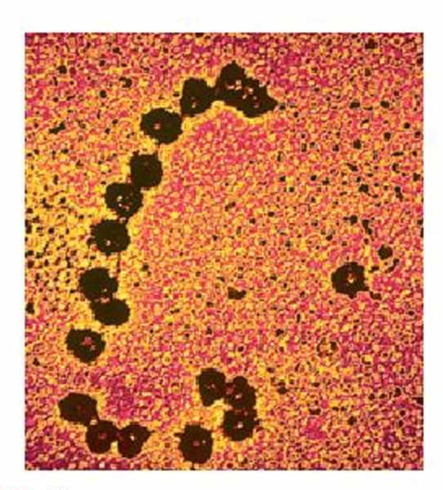


FIGURA 4-11 Ribosomas
Los ribosomas pueden encontrarse libres en el citoplasma, ya sea solos o ensartados en moléculas de RNA mensajero, cuando participan en la síntesis de proteínas, como se observa en esta micrografía electrónica. También hay ribosomas incrustados al retículo endoplásmico rugoso (véase la **FIGURA 4-12**).

nas celulares, y otras más son enzimas que promueven las reacciones químicas dentro de la célula, que son responsables del crecimiento y la reparación, de la adquisición y uso de nutrimentos y de energía, así como de la reproducción.

Puesto que las proteínas se sintetizan en el citoplasma, las copias del plano de proteínas en el DNA deben transportarse a través de la membrana nuclear hacia el interior del citoplasma. Para realizar esto, se copia la información genética del DNA en moléculas de RNA (llamadas *RNA mensajeras o* $_m$*RNA*, que en la **FIGURA 4-11** se ven uniendo una serie de ribosomas), que se desplazan a través de los poros de la envoltura nuclear hacia el citoplasma. Esta información, codificada por la secuencia de los nucleótidos del $_m$*RNA* (también designado como RNAm), se utiliza entonces para dirigir la síntesis de proteínas celulares, un proceso que se realiza en los ribosomas, compuestos de *RNA ribosómico* y proteínas. En el capítulo 10 veremos con más amplitud estos procesos.

Los ribosomas se ensamblan en el nucleolo

Los núcleos eucarióticos tienen una o más regiones que se tiñen de color oscuro, llamadas *nucleolos* ("pequeños núcleos"; véase la figura 4-9a). Los nucleolos son los sitios donde se realiza la síntesis de los ribosomas. El **nucleolo** consiste en RNA ribosómico, proteínas, ribosomas en diversas etapas de síntesis y DNA (con genes que especifican cómo sintetizar el RNA ribosómico).

Un **ribosoma** es una pequeña partícula compuesta de RNA y proteínas que sirve como una especie de "banco de trabajo" para la síntesis de proteínas dentro del citoplasma celular. Así como un banco de trabajo sirve para construir muchos objetos distintos, un ribosoma puede utilizarse para sintetizar cualquiera de los miles de proteínas que una célula produce. En las micrografías electrónicas, los ribosomas aparecen como gránulos oscuros, ya sea distribuidos en el citoplasma (figura 4-11) o apiñados en las membranas de la envoltura nuclear y el retículo endoplásmico (**FIGURA 4-12**).

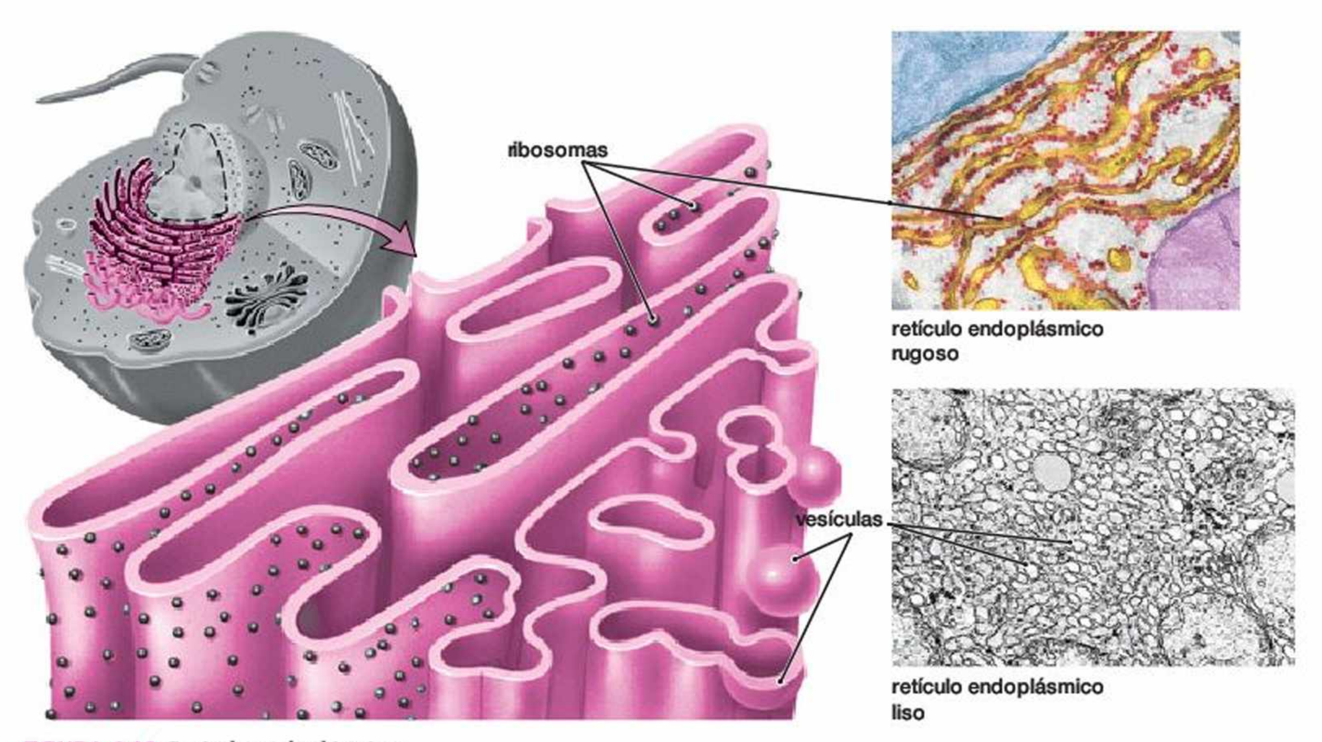


FIGURA 4-12 Retículo endoplásmico
Hay dos tipos de retículo endoplásmico: el RE rugoso y el liso. En algunas células los retículos rugoso y liso son continuos, como se muestra en la ilustración. En otras, el RE liso está más bien separado. La cara citoplásmica de la membrana del RE rugoso está salpicada de ribosomas (negro).

El citoplasma eucariótico incluye un complejo sistema de membranas

Todas las células eucarióticas tienen un complejo sistema de membranas que encierran a la célula y crean compartimientos dentro del citoplasma. Imagina una fábrica grande con una serie de secciones, en cada una de las cuales hay una maquinaria especializada. Las secciones con frecuencia se interconectan para permitir la fabricación por etapas de un producto complejo. Algunos productos deben moverse entre edificios antes de terminarlos. La fábrica tiene que importar la materia prima, pero en ella se manufactura y repara la maquinaria que necesita, y luego exporta algunos de los productos que fabrica. En forma comparable, las regiones especializadas dentro del citoplasma separan una variedad de reacciones bioquímicas y procesan diferentes tipos de moléculas en formas específicas. La fluidez de las membranas les permite unirse entre sí, de forma que los compartimientos interiores pueden interconectarse, intercambiar fragmentos de membrana y transferir su contenido a otros compartimientos donde se someten a varios tipos de procesos. Los sacos membranosos llamado **vesículas** transportan las membranas y el contenido especializado entre las regiones separadas del sistema de membranas. Las vesículas también se fusionan con la membrana plasmática, exportando su contenido al exterior de la célula (véase la figura 4-14). ¿Cómo saben las vesículas a dónde ir dentro del complejo sistema de membranas?

Los investigadores han descubierto que varias proteínas incrustadas en las membranas sirven como "etiquetas de correo" que indican el domicilio al que debe enviarse la vesícula y su contenido.

El sistema de membranas celulares incluye la membrana plasmática, la membrana nuclear, el retículo endoplásmico, el aparato de Golgi, los lisosomas, las vesículas y las vacuolas, los cuales se explicarán más a fondo en los siguientes apartados.

El retículo endoplásmico forma canales encerrados por membrana dentro del citoplasma

El **retículo endoplásmico (RE)** es una serie de tubos y canales interconectados en el citoplasma, encerrados por membrana, (*retículo* significa "red" y *endoplásmico* significa "dentro del citoplasma"; figura 4-12). Las células eucarióticas tienen dos formas de RE: rugoso y liso. Partes del RE rugoso son continuación de la membrana nuclear (véase la figura 4-3). Numerosos ribosomas salpican el exterior del *retículo endoplásmico rugoso* dándole su apariencia característica. En contraste, el *retículo endoplásmico liso* carece de ribosomas. Las membranas del RE tanto rugoso como liso contienen enzimas que pueden sintetizar varios lípidos, como los fosfolípidos y el colesterol, los cuales se necesitan para fabricar las porciones de lípido de las membranas celulares.

Retículo endoplásmico liso

El RE desempeña una variedad de funciones y se especializa en las diferentes actividades de las diversas células. En algunas células, el RE liso manufactura grandes cantidades de lípidos como las hormonas esteroides hechas a partir del colesterol. Por ejemplo, el RE liso produce las hormonas sexuales en los órganos reproductores de los mamíferos. El RE abunda también en las células hepáticas, que contienen enzimas cuya función es desintoxicar por los daños causados por el

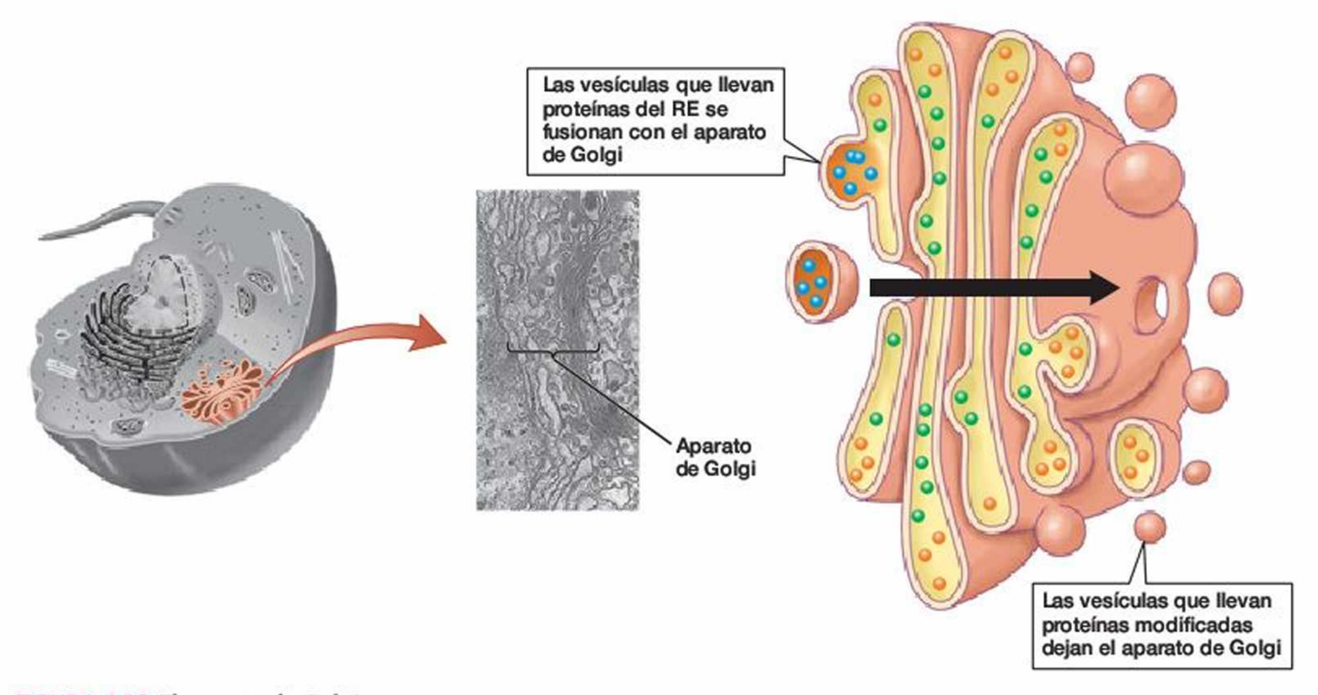


FIGURA 4-13 El aparato de Golgi
El aparato de Golgi es una pila de bolsas membranosas aplanadas que se derivan del retículo endoplásmico. Las vesículas se fusionan de manera continua y se separan del aparato de Golgi y del RE, transportando material del RE al aparato de Golgi y de regreso. La flecha larga indica la dirección del movimiento de los materiales dentro del aparato de Golgi conforme son modificados y separados. Las vesículas brotan del aparato de Golgi por una cara opuesta al RE; algunas producen lisosomas, y otras transportan sustancias a la membrana plasmática para la exocitosis.

consumo de drogas como el alcohol y subproductos metabólicos como el amoniaco. Otras enzimas en el RE liso del hígado transforman el glucógeno (un polisacárido almacenado en este órgano) en moléculas de glucosa para suministrar energía. El RE liso almacena calcio en todas las células, pero en los músculos esqueléticos se agranda y se especializa en almacenar grandes cantidades de este mineral que se requiere para la contracción de los músculos.

Retículo endoplásmico rugoso

Los ribosomas del RE rugoso son sitios donde se sintetizan proteínas. Por ejemplo, las diversas proteínas incrustadas en las membranas celulares se fabrican aquí, de manera que el RE rugoso es capaz de producir todos los componentes de las nuevas membranas. La producción continua de nuevas membranas es importante porque la membrana del RE se estrangula, de manera continua, y es transportada hacia el aparato de Golgi, los lisosomas y la membrana plasmática.

Los ribosomas del RE rugoso también fabrican las proteínas como las enzimas digestivas y hormonas proteicas (por ejemplo, la insulina), que algunas células excretoras exportan a su ambiente. Conforme se sintetizan estas proteínas, son insertadas a través de la membrana del RE hacia el compartimiento interior. Las proteínas sintetizadas ya sea para excretarse de la célula o para usarse dentro de la célula se desplazan entonces por los canales del RE. Aquí se modifican químicamente y se pliegan en sus estructuras tridimensionales adecuadas. Luego estas proteínas se acumulan en bolsas de membrana que se estrangulan como vesículas, las cuales llevan su carga proteica al aparato de Golgi.

El aparato de Golgi clasifica, altera químicamente y empaca las moléculas importantes

El **aparato de Golgi** (o **Golgi**, llamado así en honor del médico y biólogo celular italiano Camillo Golgi, quien lo descubrió a finales del siglo XIX) es un conjunto especializado de membranas, derivadas del retículo endoplásmico, que semeja una pila de bolsas aplanadas e interconectadas (**FIGURA 4-13**). Su función principal es modificar, clasificar y empacar las proteínas que fabrica el RE rugoso. Los compartimientos del aparato de Golgi actúan como los departamentos de acabado de una fábrica, donde se realizan los toques finales a los productos y se empacan para exportarse. Las vesículas del RE rugoso se funden con una cara del aparato de Golgi, agregando sus membranas a éste y vaciando su contenido en los sacos de Golgi. Dentro de los compartimientos aplanados de Golgi, las moléculas de proteínas sintetizadas en el RE rugoso se modifican más adelante. Los carbohidratos se agregan para formar glucoproteínas. Algunas proteínas largas se fragmentan en porciones más pequeñas. Por último las vesículas se estrangulan en la cara opuesta del aparato de Golgi, llevándose productos acabados, listos para usarse o exportarse.

El aparato de Golgi desempeña las siguientes funciones:

- Modifica algunas moléculas; un papel importante es agregar carbohidratos a las proteínas para formar glucoproteínas. También separa algunas proteínas en péptidos de menor tamaño.
- Sintetiza algunos polisacáridos, como la celulosa y pectina que se emplean en las paredes celulares de los vegetales.
- Separa las proteínas y los lípidos recibidos del RE según su destino; por ejemplo, separa las enzimas digestivas, destinadas a los lisosomas, del colesterol empleado en la síntesis de nuevas membranas y de las proteínas con función de hormonas que secretará la célula.
- Empaca las moléculas terminadas en vesículas que luego se transportan a otras partes de la célula o a la membrana plasmática para su exportación.

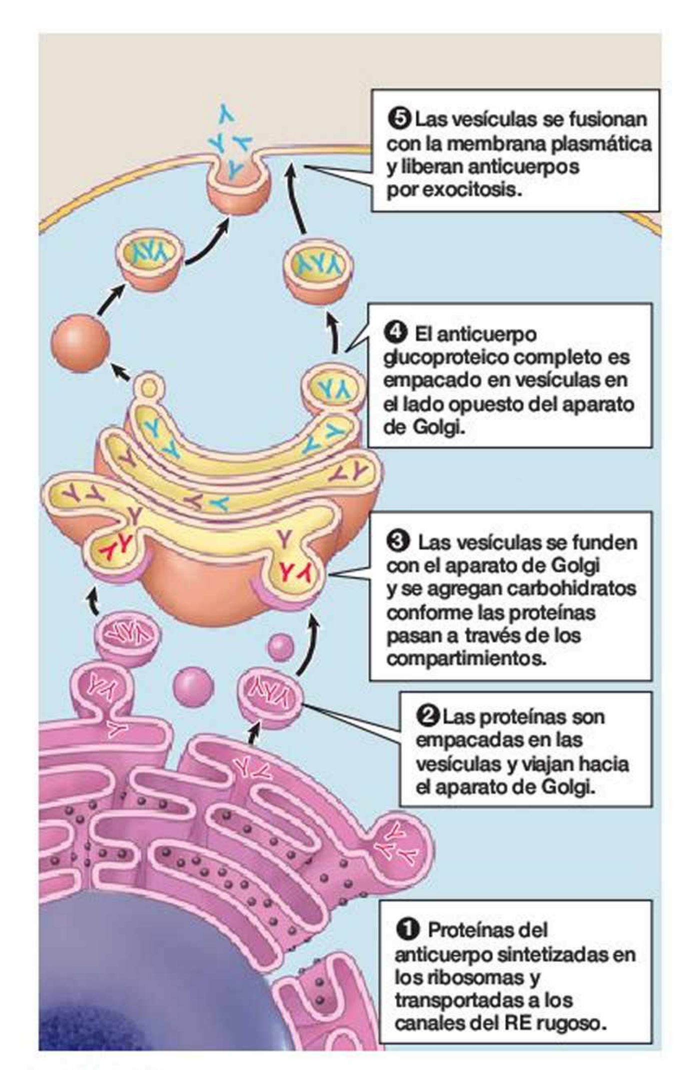


FIGURA 4-14 **Fabricación y exportación de una proteína**

Las proteínas secretadas viajan a través de la célula para su exportación

Para comprender cómo trabajan juntos algunos componentes del sistema membranoso, veamos la fabricación y exportación de una proteína sumamente importante llamada *anticuerpo* (**FIGURA 4-14**). Los anticuerpos, producidos por los glóbulos blancos, son glucoproteínas que se adhieren a los organismos invasores (como las bacterias que causan enfermedades) y ayudan a destruirlos. Las proteínas de los anticuerpos se sintetizan en los ribosomas del RE rugoso dentro de los glóbulos blancos de la sangre y luego se empacan en vesículas formadas a partir de la membrana del RE. Estas vesículas viajan hacia el aparato de Golgi, donde las membranas se fusionan y liberan la proteína en su interior. Dentro del aparato de Golgi, los carbohidratos se adhieren a la proteína, la cual se vuelve a empacar en las vesículas formadas a partir de la

membrana de Golgi. La vesícula que contiene el anticuerpo terminado viaja entonces a la membrana plasmática y se funde con ella, liberando así el anticuerpo fuera de la célula, de donde pasará al torrente sanguíneo para ayudar a defender al organismo contra una infección.

Los lisosomas actúan como sistema digestivo de la célula

Algunas de las proteínas fabricadas por el RE y enviadas al aparato de Golgi son enzimas digestivas intracelulares que pueden descomponer proteínas, grasas y carbohidratos en sus subunidades componentes. En el aparato de Golgi, estas enzimas se empacan en vesículas membranosas llamadas **lisosomas** (**FIGURA 4-15**). Una función importante de los lisosomas es la de digerir partículas de alimento, que van desde proteínas individuales hasta microorganismos enteros.

Como veremos en el capítulo 5, muchas células "comen" por *fagocitosis*, envolviendo las partículas que encuentran en el exterior con las extensiones de su membrana plasmática. Luego, las partículas de alimento entran al citosol encerradas en bolsas membranosas y forman una **vacuola alimentaria**. Los lisosomas reconocen estas vacuolas alimentarias y se funden con ellas. El contenido de las dos vacuolas se mezcla y las enzimas lisosómicas digieren el alimento para producir moléculas de menor tamaño como aminoácidos, monosacáridos y ácidos grasos, que pueden usarse dentro de la célula. Los lisosomas también digieren las membranas celulares excedentes y los organelos defectuosos o que no están funcionando bien. La célula los encierra en vesículas formadas a partir de la membrana del RE, que se funden luego con los lisosomas. Las enzimas digestivas dentro del lisosoma hacen que la célula recicle las moléculas valiosas de los organelos inservibles.

La membrana fluye a través del sistema de membranas de la célula

La envoltura nuclear, el RE rugoso y liso, el aparato de Golgi, los lisosomas, las vacuolas alimentarias y la membrana plasmática forman juntos un sistema integrado de membranas. Al revisar las figuras 4-14 y 4-15, podrás darte una idea de cómo las membranas se interconectan entre sí. El RE sintetiza los fosfolípidos y las proteínas que constituyen la membrana plasmática y estrangula parte de esta membrana para crear vesículas, las cuales se fusionan con las membranas del aparato de Golgi. Una parte de la membrana del RE que se fusiona con el aparato de Golgi tiene "etiquetas de correo" de proteínas que las envían de regreso al RE, y de esta manera se restauran las proteínas importantes (tales como algunas enzimas) de la membrana del RE. Otras partes de la membrana del RE son modificadas por el aparato de Golgi; por ejemplo, se pueden agregar carbohidratos para formar membranas de glucoproteínas. Por último, esta membrana deja el aparato de Golgi transformada en vesícula, la cual se fusiona con la membrana plasmática, reabasteciéndola y agrandándola.

Las vacuolas desempeñan muchas funciones, como regulación del agua, soporte y almacenamiento

Casi todas las células contienen una o más **vacuolas**, que son bolsas de membrana celular llenas de fluido y que contienen varias moléculas. Algunas, como las vacuolas alimentarias, que se forman durante la fagocitosis (véase la figura 4-15), son elementos temporales de la célula. Sin embargo, muchas células contienen vacuolas permanentes que desempeñan papeles importantes en el mantenimiento de su integridad, sobre todo en la regulación del contenido de agua.

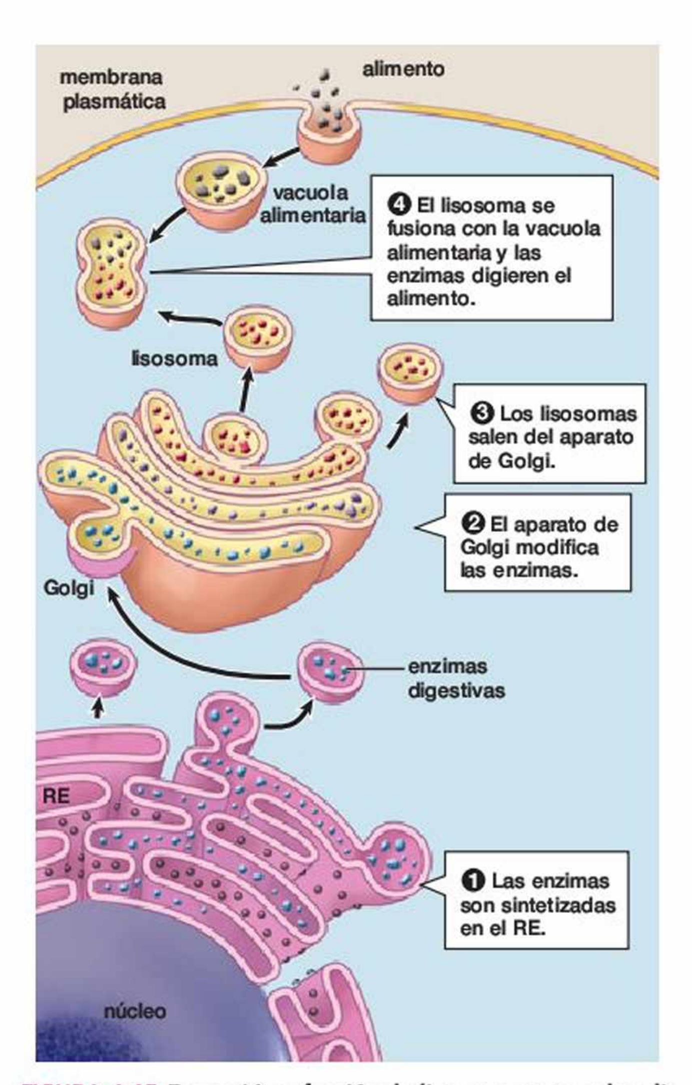


FIGURA 4-15 Formación y función de lisosomas y vacuolas alimentarias

Los microorganismos de agua dulce tienen vacuolas contráctiles

Los protistas de agua dulce como el *Paramecium* constan de una sola célula eucariótica. Muchos de estos organismos poseen **vacuolas contráctiles** formadas por conductos de recolección, un depósito central y un tubo que conduce a un poro de la membrana plasmática (**FIGURA 4-16**). Estas células complejas viven en el agua dulce, la cual drena de manera constante a través de sus membranas plasmáticas (describiremos este proceso llamado *ósmosis* en el capítulo 5). La entrada de agua reventaría estos frágiles organismos, si no fuera porque tienen un mecanismo que la expulsa. La energía celular se usa para bombear las sales del citoplasma del protista hacia los conductos colectores. El agua fluye por ósmosis y drena hacia el depósito central. Cuando el depósito de la vacuola contráctil está lleno, se contrae, expulsando el agua a través de un poro de la membrana plasmática.

Las células vegetales tienen vacuolas centrales

Tres cuartas partes o más del volumen de muchas células vegetales están ocupadas por una gran **vacuola central** (véase la figura 4-4). La vacuola central tiene varias funciones. Al estar

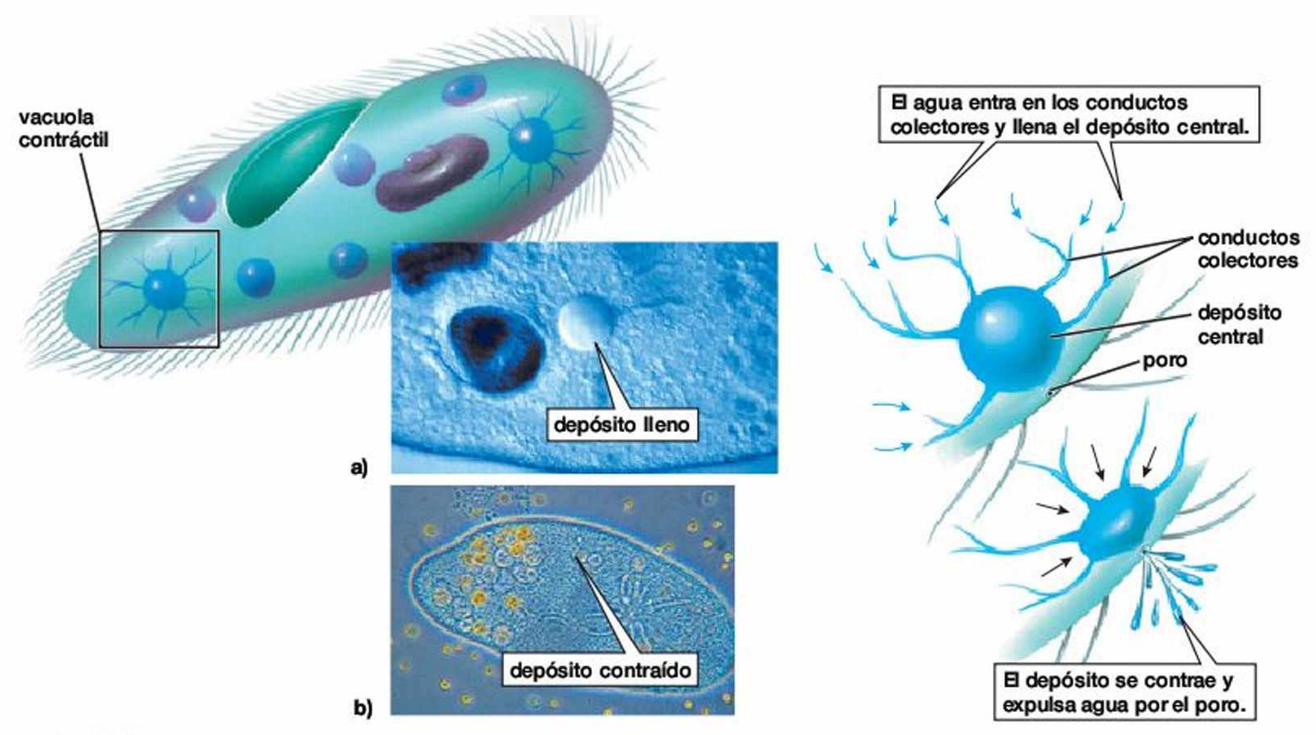


FIGURA 4-16 Vacuolas contráctiles
Muchos protistas de agua dulce contienen vacuolas contráctiles. ***a)*** El agua entra de forma continua en la célula por ósmosis. En la célula, el agua es captada por los conductos colectores y drenada hacia el depósito central de la vacuola. ***b)*** Una vez lleno, el depósito se contrae y expulsa el agua a través de un poro en la membrana plasmática.

llena principalmente de agua, esta vacuola central participa en el equilibrio hídrico de la célula. También sirve como "tiradero" de los desechos peligrosos que en muchos casos las células vegetales no pueden excretar. Algunas células vegetales almacenan en sus vacuolas sustancias sumamente tóxicas, como el ácido sulfúrico. Estos venenos disuaden a los animales de masticar las hojas que, de otra forma, les resultarían sabrosas. Las vacuolas también pueden almacenar azúcares y aminoácidos que no necesita de inmediato la célula, para usarlos después. Los pigmentos azules o púrpuras almacenados en las vacuolas centrales imparten color a muchas flores. Como aprenderás en el capítulo 5, las sustancias disueltas atraen el agua hacia la vacuola. La presión del agua dentro de la vacuola, llamada *presión de turgencia*, empuja la porción fluida del citoplasma contra la pared celular con bastante fuerza. Las paredes celulares suelen ser flexibles, así que tanto la forma general como la rigidez de la célula dependen de la presión de turgencia dentro de ésta. Esta presión brinda soporte a las partes no leñosas de las plantas (véase en el siguiente capítulo la figura 5-11, para ver lo que sucede cuando no riegas las plantas de tu casa).

Las mitocondrias extraen energía de las moléculas de alimento y los cloroplastos captan la energía solar

Toda célula requiere un abasto continuo de energía para fabricar moléculas y estructuras complejas, obtener nutrimentos del ambiente, excretar materiales de desecho, moverse y reproducirse. Todas las células eucarióticas tienen *mitocondrias*, que convierten la energía almacenada en los azúcares en ATP. Las células vegetales (y algunos protistas) tienen además *cloroplastos*, que pueden captar energía directamente de la luz solar y almacenarla en moléculas de azúcar.

La mayoría de los biólogos aceptan la hipótesis de que tanto las mitocondrias como los cloroplastos evolucionaron a partir de las bacterias procarióticas que se "asentaron" hace mucho tiempo dentro del citoplasma de otras células procarióticas, por medio de un proceso llamado *endosimbiosis* (literalmente del griego, "vivir juntos adentro"). Las mitocondrias y los cloroplastos tienen muchas similitudes entre sí y con las células procarióticas en diversas formas. Ambos son aproximadamente del mismo tamaño que algunas células procarióticas (de 1 a 5 micras de diámetro); también están rodeados por una doble membrana, la exterior tal vez provenga de la célula anfitriona original y la interior de la célula huésped. Ambos tienen ensambles de enzimas que sintetizan ATP, tal como lo necesitaría una célula independiente. Por último, ambos poseen su propio DNA y ribosomas que se asemejan más a los ribosomas procarióticos que a los ribosomas y al DNA eucarióticos. La **hipótesis endosimbiótica** acerca de la evolución de las mitocondrias y cloroplastos se explicará más a fondo en el capítulo 17.

Las mitocondrias utilizan la energía almacenada en las moléculas de alimento para producir ATP

Todas las células eucarióticas tienen **mitocondrias**, a las cuales a veces se les llama "centrales eléctricas de la célula" porque extraen energía de las moléculas de alimento y la almacenan en los enlaces de alta energía del ATP. Como veremos en el capítulo 8, es posible liberar diferentes cantidades de energía de una molécula de alimento, dependiendo de la forma en

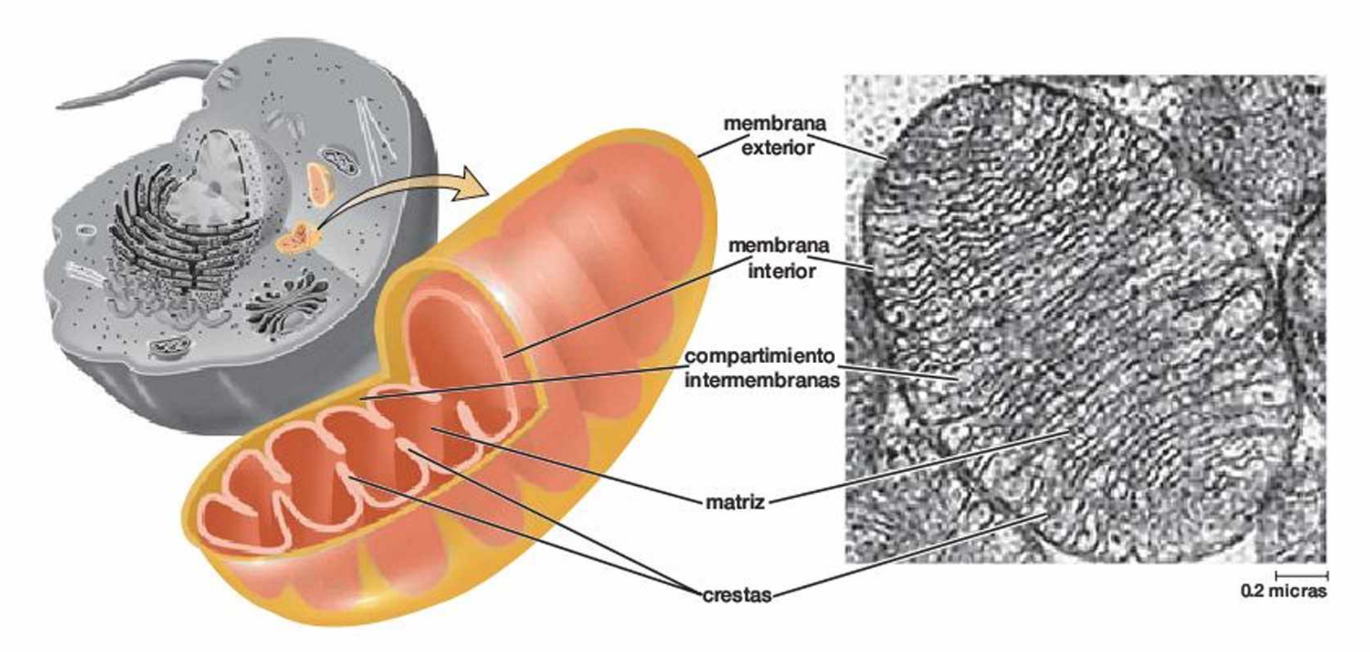


FIGURA 4-17 Una mitocondria
Las mitocondrias consisten en un par de membranas que encierran dos compartimientos de fluido: el compartimiento intermembranas ubicado entre la membrana externa e interna, y la matriz dentro de la membrana interior. La membrana exterior es lisa, pero la interior forma pliegues profundos llamados crestas.

que se metaboliza. La descomposición de las moléculas de alimento se inicia con las enzimas del citosol y no usa oxígeno. Este metabolismo **anaeróbico** (sin oxígeno) no convierte mucha energía alimentaria en energía de ATP. Las mitocondrias permiten a la célula eucariótica utilizar oxígeno para descomponer aún más las moléculas de alta energía. Estas reacciones **aeróbicas** (con oxígeno) generan energía con mayor eficiencia; se genera 18 veces más ATP por medio del metabolismo aeróbico en las mitocondrias que del metabolismo anaeróbico en el citosol. No es de sorprender, entonces, que las mitocondrias se encuentren en grandes cantidades en las células metabólicamente activas, como las musculares, y sean menos abundantes en las células menos activas, como las de los huesos y cartílagos.

Las mitocondrias son organelos redondos, ovalados o tubulares que tienen un par de membranas (FIGURA 4-17). Aunque la membrana mitocondrial exterior es lisa, la membrana interior forma pliegues profundos llamados *crestas.* Las membranas mitocondriales encierran dos espacios llenos de fluido: el *compartimiento intermembranas* ubicado entre las membranas externa e interna, y la *matriz,* o *compartimiento interior,* dentro de la membrana interna. Algunas de las reacciones que descomponen las moléculas de alta energía tienen lugar en el fluido de la matriz dentro de la membrana interior; el resto se realiza por medio de una serie de enzimas unidas a las membranas de las crestas dentro del compartimiento intermembranas. El papel de las mitocondrias en la producción de energía se describe con todo detalle en el capítulo 8.

En los cloroplastos se efectúa la fotosíntesis

Si no hubiera cloroplastos, no estarías leyendo esto: no existiría ninguna de las formas de vida eucarióticas actuales que dominan la Tierra, como veremos en el capítulo 7. La fotosíntesis de las células eucarióticas de las plantas y protistas fotosintéticos tiene lugar en los **cloroplastos** (FIGURA 4-18), que son organelos especializados rodeados por una doble membrana. La membrana interior del cloroplasto encierra un fluido llamado *estroma.* Dentro del estroma hay pilas de bolsas membranosas, huecas e interconectadas. Las bolsas individuales se llaman *tilacoides*, y una pila de bolsas se conoce con el nombre de *granum* (plural *grana*).

Las membranas de los tilacoides contienen la molécula del pigmento verde llamado **clorofila** (que imparte el color verde a las plantas), así como otras moléculas de pigmento. Durante la fotosíntesis la clorofila capta la energía solar y la transfiere a otras moléculas de las membranas de los tilacoides. Estas moléculas, a la vez, transfieren la energía al ATP y a otras moléculas portadoras de energía, las cuales se difunden hacia el estroma, donde su energía se utiliza para sintetizar azúcar a partir de dióxido de carbono y agua.

Las plantas utilizan plástidos para almacenamiento

Los cloroplastos son **plástidos** altamente especializados, los cuales son organelos que se encuentran sólo en las plantas y en los protistas fotosintéticos. Los plástidos están rodeados por una doble membrana y desempeñan diversas funciones. Las plantas y los protistas fotosintéticos utilizan tipos de plástidos que no son cloroplastos, para almacenar diversas moléculas, incluidos los pigmentos que imparten a las frutas maduras su color amarillo, anaranjado o rojo. En las plantas que siguen creciendo de un año al siguiente, los plástidos almacenan productos fotosintéticos del verano que se usarán durante el invierno y la primavera siguientes. Casi todas las plantas convierten los azúcares producidos durante la fotosíntesis en almidón, que se almacena también en los plástidos (FIGURA 4-19).

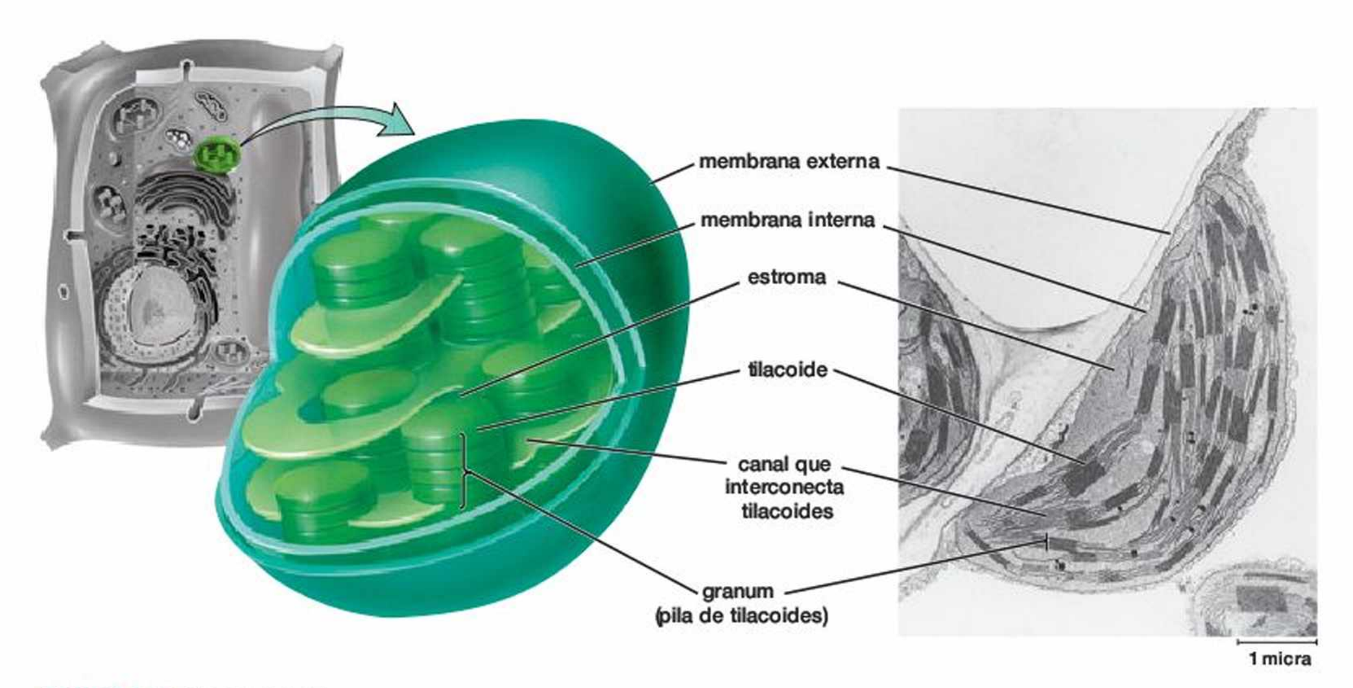


FIGURA 4-18 Un cloroplasto
Los cloroplastos están rodeados por una doble membrana, aunque por lo regular la membrana interna no se distingue en las micrografías electrónicas. La membrana interna encierra el estroma; dentro de éste hay pilas de bolsas que reciben el nombre de *grana*. La clorofila está embebida en la membrana de los tilacoides.

Las papas, por ejemplo, están compuestas casi en su totalidad de células que contienen plástidos llenos de almidón.

4.4 ¿CUÁLES SON LAS CARACTERÍSTICAS PRINCIPALES DE LAS CÉLULAS PROCARIÓTICAS?

Las células procarióticas son pequeñas y poseen características superficiales especializadas

La mayoría de las células procarióticas son muy pequeñas (menos de 5 micras de diámetro) con una estructura interna sencilla en comparación con las células eucarióticas (FIGURA 4-20 y compárala con las figuras 4-3 y 4-4). Casi todas las células procarióticas están rodeadas por una pared celular rígida, que las protege y les da su forma característica. La mayor parte de las células procarióticas toman la forma de bastoncillos (bacilos; FIGURA 4-20a), esferas (cocos, FIGURA 4-20b), o hélices que parecen "garabatos" (espirilos, FIGURA 4-20b). Varios tipos de antibióticos, incluida la penicilina, combaten las infecciones bacteriales al obstruir la síntesis de la pared celular, lo que ocasiona el rompimiento de las bacterias. Algunas bacterias y arqueas pueden moverse, impulsadas por flagelos (diferentes a los de las células eucarióticas). Las células procarióticas carecen de cilios.

Las bacterias que infectan a otros organismos, como las que causan las caries dentales, la diarrea, la neumonía o las infecciones del tracto urinario, tienen características superficiales que les ayudan a adherirse a tejidos específicos del huésped, como la superficie de un diente o el revestimiento del intestino delgado, pulmones y vejiga. Estas características superficiales incluyen las *cápsulas* y *capas legamosas*, que son revestimientos de polisacáridos que algunas bacterias secretan en el exterior de sus paredes celulares, así como *pelos*, que

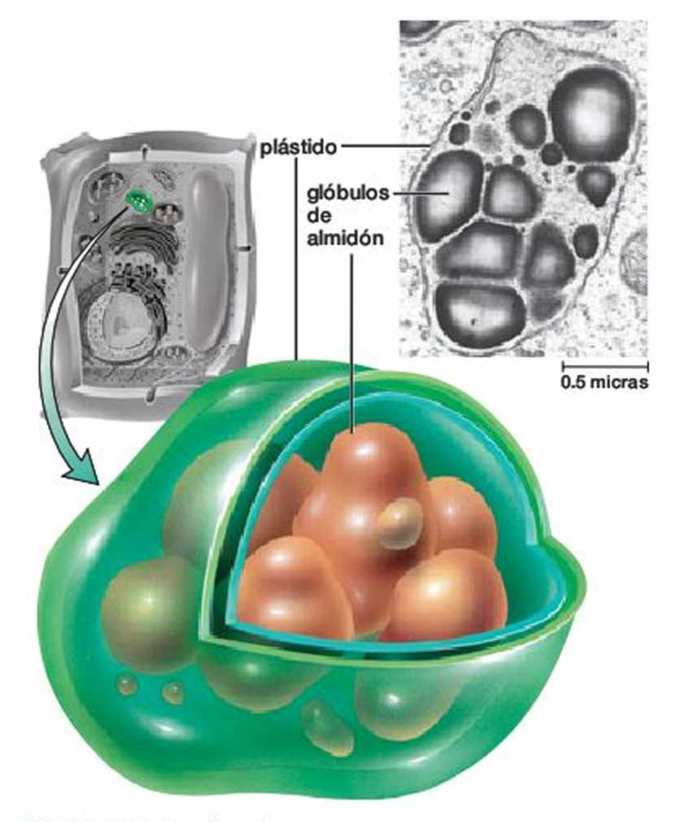


FIGURA 4-19 Un plástido
Los plástidos, presentes en las células vegetales y de protistas fotosintéticos, son organelos rodeados por una doble membrana externa. Los cloroplastos son el tipo más conocido de plástidos, otros tipos almacenan diversos materiales, como el almidón que llena estos plástidos de células de papa.

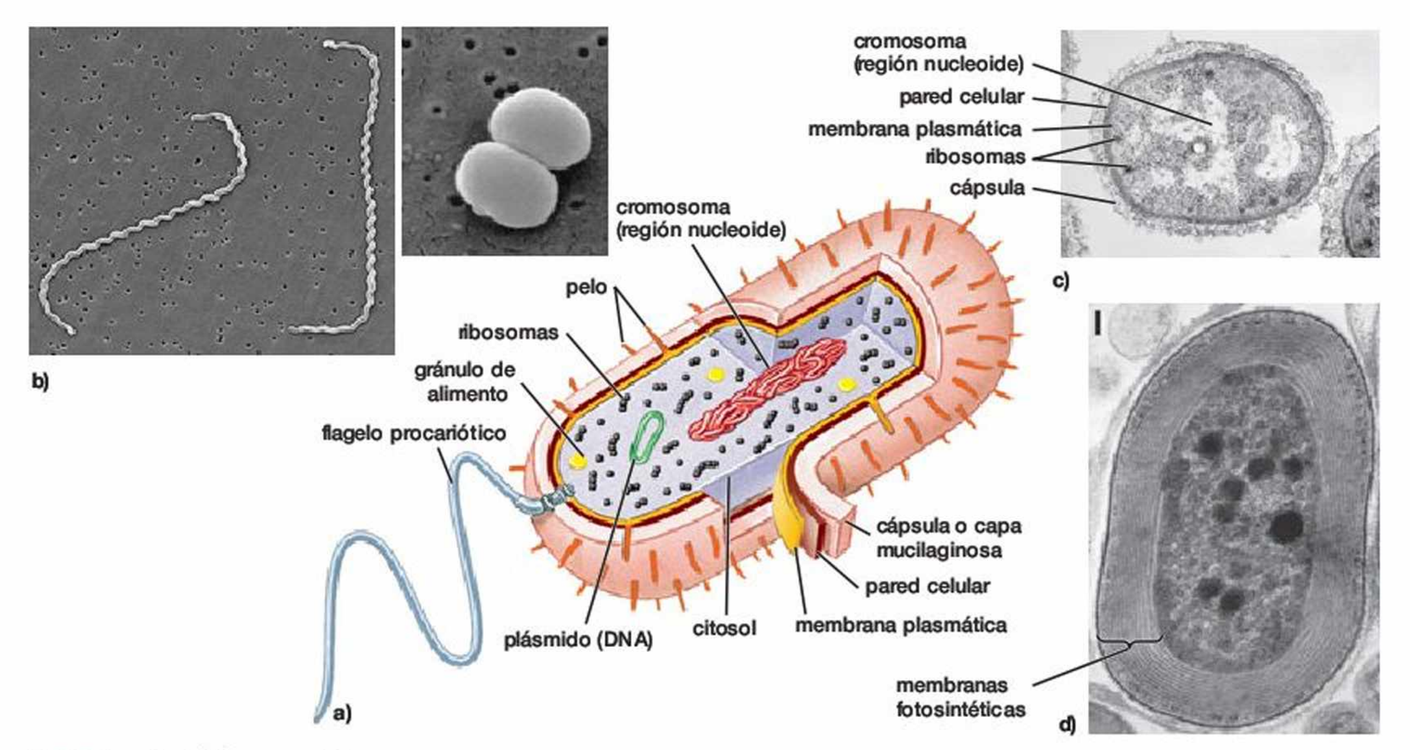


FIGURA 4-20 Células procarióticas
a) Las células procarióticas son más sencillas que las eucarióticas. Algunas, como las que se muestran en esta ilustración, tienen forma de bastoncillos. *b)* Otras toman la forma de esferas o hélices. *c)* Una fotografía por TEM de una bacteria esférica con cápsula. *d)* Algunas bacterias fotosintéticas poseen membranas internas donde se efectúa la fotosíntesis.

son proteínas que se proyectan hacia fuera de la pared de la célula procariótica. Cuando Van Leeuwenhoek observó el material que había raspado de sus dientes bajo su microscopio rudimentario, vio muchas bacterias adheridas a las capas legamosas (véase "Enlaces con la vida: Huéspedes indeseables"). Las cápsulas y las capas legamosas ayudan también a algunas células procarióticas a evitar que se sequen. Algunos tipos de bacterias forman pelos sexuales, que son tubos proteicos huecos que se utilizan para intercambiar material genético (DNA) entre las células de las bacterias. Las características de las células procarióticas se explican con mayor detalle en el capítulo 19.

Las células procarióticas tienen menos estructuras especializadas dentro del citoplasma

El citoplasma de la mayoría las células procarióticas es más bien de apariencia homogénea si se le compara con las células eucarióticas. Por lo general, las células procarióticas tienen un solo *cromosoma* circular que consiste en una hebra larga de DNA que contiene información genética esencial para la célula. Este cromosoma por lo común está enroscado y se encuentra en la región central de la célula, llamada **región nucleoide** (figura 4-20), y no está separada del resto del citoplasma por una membrana. La mayoría de las células procarióticas contienen también pequeños anillos de DNA llamados *plásmidos* ubicados fuera de la región nucleoide. Por lo general, los plásmidos tienen genes que imparten a la célula propiedades especiales; por ejemplo, algunas bacterias que causan enfermedades poseen plásmidos que les permiten inactivar a los antibióticos, por lo que resulta mucho más difícil aniquilarlas.

Las células procarióticas carecen de núcleo y de otros organelos encerrados en membranas (como los cloroplastos, mitocondrias, RE, aparato de Golgi y otros componentes del sistema de membranas) que poseen las células eucarióticas. No obstante, algunas células procarióticas emplean membranas para organizar las enzimas encargadas de realizar una serie de reacciones bioquímicas. Las enzimas están situadas en una secuencia particular a lo largo de la membrana para estimular las reacciones en el orden necesario. Por ejemplo, las bacterias fotosintéticas tienen membranas internas en las cuales las proteínas que captan la luz y las enzimas que catalizan la síntesis de las moléculas de alta energía están distribuidas en un orden específico (figura 4-20d). En las células procarióticas, las reacciones que recolectan la energía proveniente de la descomposición de los azúcares se catalizan por las enzimas que pueden estar localizadas a lo largo de la membrana plasmática interior o flotando libremente en el citosol.

El citoplasma bacterial contiene ribosomas (véase la figura 4-20a). Aunque su función es parecida a la de los ribosomas eucarióticos, son más pequeños y contienen proteínas diferentes. Estos ribosomas se parecen a los que se encuentran en las mitocondrias de las células eucarióticas y cloroplastos, en el sentido de que brindan apoyo a la hipótesis endosimbiótica explicada con anterioridad. El citoplasma procariótico puede contener también *gránulos de alimento* que almacenan moléculas ricas en energía, como el glucógeno, pero que no se encuentran encerrados por membranas.

Quizá en este momento quieras regresar y consultar la **tabla 4-1** para repasar las diferencias entre las células procarióticas y eucarióticas. La diversidad y las estructuras especializadas de las bacterias y arqueas se explicarán con más detalle en el capítulo 19.

ENLACES CON LA VIDA Huéspedes indeseables

A fines del siglo XVII, Anton Van Leeuwenhoek raspó la materia blanca que estaba acumulada entre sus dientes y la observó con el microscopio rudimentario que él mismo había construido. Para su sorpresa, vio millones de células a las que llamó "animáculos", organismos unicelulares microscópicos que ahora identificamos como bacterias. Preocupado por la presencia de estas formas de vida en su boca, intentó matarlas con vinagre y café caliente, con muy poco éxito. El ambiente tibio y húmedo de la boca humana, en particular entre los dientes y encías, es el hábitat ideal para una variedad de bacterias. Algunas formas de bacterias producen capas de mucílago que les ayudan no sólo a ellas, sino también a otras más, a adherirse a los dientes. Cada bacteria se divide por separado hasta formar una colonia de descendencia. Gruesas capas de bacterias, mucílago y glucoproteínas forman esa sustancia blanca, llamada placa, que Van Leeuwenhoek raspó de sus dientes. El azúcar de los alimentos y bebidas nutre a las bacterias, que transforman el azúcar en ácido láctico. Este ácido corroe el esmalte de los dientes, lo que produce cavidades pequeñas en las que se multiplican las bacterias y con el tiempo aparecen las caries. El flúor integrado a la pasta dentífrica y al agua potable ayuda a evitar las caries al incorporarse al esmalte, lo que ayuda a resistir los ataques del ácido. De manera que, aunque Van Leeuwenhoek no sabía por qué, ¡tenía razón al preocuparse por la presencia de esos "animáculos" en su boca!

BIOÉTICA

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

REPUESTOS PARA CUERPOS HUMANOS



Los tejidos y los órganos como la piel que se obtienen por medio de la bioingeniería requieren de los esfuerzos coordinados de los bioquímicos, ingenieros biomédicos, biólogos celulares y médicos. Con el fin de curar los huesos fracturados, equipos de investigadores están trabajando para utilizar plásticos biodegradables e incorporar factores de crecimiento de proteínas en este material. Estos factores de crecimiento harían que las células óseas cercanas y los diminutos vasos sanguíneos invadieran el plástico al irse degradando, y a la larga lo reemplazarían con el hueso del paciente mismo.

En los laboratorios alrededor del mundo, grupos de científicos trabajan sobre cómo hacer crecer no sólo piel y huesos, sino también cartílagos, válvulas cardiacas, vejigas y tejido mamario, y están haciendo implantes con algunos de estos tejidos artificiales en animales de laboratorio. El ratón que se muestra en la **FIGURA 4-21** está incubando un injerto en forma de oreja sembrado con células de cartílago humano (el cartílago soporta a la oreja natural). En el futuro, será posible hacer crecer orejas artificiales directamente en las personas que carezcan de ellas o que las tengan deformadas.

Los investigadores continúan mejorando las técnicas para el cultivo de tejidos y en el desarrollo de mejores materiales de implante con el objetivo de duplicar órganos enteros. Las vejigas bioartificiales se han creado empleando células musculares y del revestimiento de la vejiga, tomadas de los pacientes que presentan un funcionamiento deficiente de este órgano. Las células fueron sembradas en un injerto en forma de vejiga compuesto de colágeno y luego se trasplantaron a los pacientes. Siete de estos receptores de vejigas de bioingeniería continúan informando que ha mejorado el funcionamiento de sus vejigas a pesar de que han pasado cuatro años desde el injerto.

Un reto principal al hacer crecer nuevos órganos es que, a diferencia de una vejiga, la mayoría de los órganos son relativamente gruesos, por lo que es difícil suministrar nutrimentos a las células interiores. Para resolver este problema, el doctor Joseph Vacanti del Hospital General de Massachusetts, en Boston, y un experto en microingeniería diseñaron un hígado con su propio suministro de sangre. Estos científicos crearon una pieza moldeada de plástico con vasos sanguíneos del hígado inyectando plástico líquido en éstos (después de que el plástico se endureció) disolviendo el tejido adyacente. Luego, en la computadora, produjeron una imagen tridimensional de la red de vasos sanguíneos de plástico y la emplearon para crear un molde para el material. Éste será sembrado con al menos siete tipos diferentes de células que forman la masa del hígado. La red de vasos sanguíneos se representa por medio de canales de diferentes tamaños que penetran el marco del injerto. Los investigadores inyectarán estos canales con células de vasos sanguíneos, que se espera revestirán los canales y formarán nuevos vasos sanguíneos. Como la complejidad de este proyecto es sorprendente, es improbable que alguna de las más de 17,000 personas que en la actualidad esperan recibir transplantes de hígado en Estados Unidos se beneficien de esta investigación. Sin embargo, en el futuro, los órganos de bioingeniería podrían salvar a cientos de miles de vidas en todo el mundo cada año.



FIGURA 4-21 Injerto con forma de oreja bajo la piel de un ratón

Piensa en esto El ratón de la foto creó controversia y algunos individuos expresaron su disgusto con ella porque pensaron que era una forma inapropiada de utilizar a los animales en el laboratorio. Pero prácticamente todos los medicamentos modernos y los procedimientos médicos se desarrollaron utilizando animales en las investigaciones. ¿Crees que utilizar ciertas clases de animales o desarrollar algunos tipos de experimentación con ellos es poco ético y debería prohibirse? Si así es, explica tu punto de vista. Si te opones a cualquier empleo de animales en la investigación, ¿qué técnicas piensas que deberían emplear los médicos investigadores para desarrollar mejores tratamientos con el fin de aliviar las enfermedades de los humanos?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

4.1 ¿Qué es la teoría celular?

Los principios de la teoría celular son los siguientes:

- Todo organismo vivo se compone de una o más células.
- Los organismos vivos más pequeños son unicelulares, y las células son las unidades funcionales de los organismos multicelulares.
- Todas las células surgen de células preexistentes.

4.2 ¿Cuáles son las características básicas de las células?

Las células son de tamaño limitado porque deben intercambiar materiales con su ambiente por medio de la difusión, un proceso lento que requiere que el interior de la célula nunca esté demasiado lejos de la membrana plasmática. Todas las células están rodeadas por una membrana plasmática que regula el intercambio de materiales con su ambiente. Las células contienen citoplasma que consiste en un citosol acuoso y varios organelos, sin incluir el núcleo. Todas las células emplean el DNA como plano genético y el RNA ayuda en la síntesis de las proteínas basada en ese plano. Todas las células obtienen los materiales para generar las moléculas de la vida y la energía necesaria para esta síntesis a partir de sus ambientes vivo e inerte. Existen dos tipos fundamentalmente diferentes de células: las procarióticas y las eucarióticas.

Web tutorial 4.1 Estructura celular

4.3 ¿Cuáles son las características principales de las células eucarióticas?

Las células de plantas, hongos y algunos protistas están soportadas por paredes celulares porosas fuera de la membrana plasmática. Todas las células eucarióticas tienen un citoesqueleto interior de filamentos de proteína que las organiza y les da forma, y que se encarga de mover y anclar a los organelos. Algunas células eucarióticas tienen cilios o flagelos, que son extensiones de la membrana plasmática que contiene microtúbulos con un patrón característico. Estas estructuras mueven fluidos más allá de la célula o mueven a ésta a través de su ambiente fluido.

El material genético (DNA) se encuentra dentro del núcleo, el cual está rodeado por una doble membrana de la envoltura nuclear; los poros de ésta regulan el movimiento de las moléculas entre el núcleo y el citoplasma. El material genético está organizado en hebras llamadas *cromosomas*, las cuales consisten en DNA y proteínas. El nucleolo consiste en RNA y proteínas ribosómicas, así como los genes que codifican la síntesis de ribosomas; éstos son partículas de RNA y proteínas, y son los sitios donde se sintetizan las proteínas.

El sistema de membranas de una célula consiste en la membrana plasmática, el retículo endoplásmico (RE), el aparato de Golgi, las vacuolas y las vesículas derivadas de estas membranas. El retículo endoplásmico consiste en una serie de compartimientos interconectados cuyas membranas tienen enzimas para producir más lípidos. El RE es el sitio principal de la síntesis de membranas dentro de la célula. El RE rugoso, que contiene a los ribosomas, fabrica muchas proteínas celulares. El RE liso, al carecer de ribosomas, fabrica lípidos como las hormonas esteroides, desintoxica al organismo de drogas y desechos metabólicos, transforma el glucógeno en glucosa y almacena el calcio. El aparato de Golgi está constituido por una serie de bolsas membranosas derivadas del RE. El aparato de Golgi procesa y modifica el material sintetizado en el RE rugoso. Las sustancias modificadas en el aparato de Golgi son empacadas en vesículas para su transporte a cualquier sitio de la célula. Los lisosomas son vesículas que contienen enzimas digestivas, las cuales digieren las partículas de alimento y los organelos defectuosos.

Todas las células eucarióticas contienen mitocondrias, organelos que emplean oxígeno para completar el metabolismo de las moléculas de alimento, captando buena parte de su energía como ATP. Las células vegetales y algunos protistas contienen plástidos, incluidos los cloroplastos que captan la energía solar durante la fotosíntesis, lo que capacita a las células para fabricar moléculas orgánicas, particularmente azúcares a partir de moléculas inorgánicas sencillas. Tanto las mitocondrias como los cloroplastos probablemente se originaron de las bacterias. Los plástidos almacenan pigmentos o almidón.

Muchas células eucarióticas contienen bolsas llamadas vacuolas, delimitadas por una sola membrana, cuyas funciones son almacenar alimento o desechos, excretar agua, o dar soporte a la célula. Algunos protistas tienen vacuolas contráctiles, las cuales recogen y expelen el agua. Las plantas emplean las vacuolas centrales para dar soporte a la célula, así como para almacenar desechos y materiales tóxicos.

Web tutorial 4.2 Tránsito de membranas

4.4 ¿Cuáles son las características principales de las células procarióticas?

Por lo general, las células procarióticas son muy pequeñas y tienen una estructura interior sencilla. La mayoría de ellas están rodeadas por paredes celulares relativamente rígidas. El citoplasma de las células procarióticas carece de organelos encerrados por membranas (aunque algunas bacterias fotosintéticas tienen membranas internas extensas). Una sola hebra circular de DNA se encuentra en la región nucleoide. En la tabla 4-1 se hace una comparación entre las células procarióticas y las eucarióticas de plantas y animales.

Nota de estudio

Las figuras 4-3, 4-4 y 4-20 ilustran la estructura general de las células animales, vegetales y procarióticas, respectivamente. La tabla 4-1 lista los organelos principales, sus funciones y su presencia en animales, plantas y procariotas.

TÉRMINOS CLAVE

ácido desoxirribonucleico (DNA) *pág. 61*
ácido ribonucleico (RNA) *pág. 61*
aeróbico *pág. 74*
anaeróbico *pág. 74*
aparato de Golgi *pág. 71*
arqueas *pág. 62*
bacterias *pág. 62*
célula eucariótica *pág. 62*
célula procariótica *pág. 62*
centriolo *pág. 67*
cilio *pág. 67*
citoesqueleto *pág. 63*
citoplasma *pág. 60*
citosol *pág. 60*
clorofila *pág. 74*
cloroplasto *pág. 74*
cromatina *pág. 68*
cromosoma *pág. 68*
cuerpo basal *pág. 67*
envoltura nuclear *pág. 68*
filamento intermedio *pág. 66*
flagelo *pág. 67*
hipótesis endosimbiótica *pág. 73*
lisosoma *pág. 72*
membrana plasmática *pág. 59*
microfilamento *pág. 66*
microtúbulo *pág. 66*
mitocondria *pág. 73*
núcleo *pág. 68*
nucleolo *pág. 69*
organelo *pág. 63*
plástido *pág. 74*
retículo endoplásmico (RE) *pág. 70*
región nucleoide *pág. 76*
ribosoma *pág. 69*
vacuola *pág. 72*
vacuola alimentaria *pág. 72*
vacuola central *pág. 72*
vacuola contráctil *pág. 72*
vesícula *pág. 70*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Dibuja las células procarióticas y eucarióticas "típicas" y describe sus semejanzas y diferencias.
2. ¿Cuáles organelos son comunes tanto en las células vegetales como en las animales, y cuáles son únicos para unas y otras?
3. Define *estroma* y *matriz*.
4. Describe al núcleo, incluidos la envoltura nuclear, la cromatina, los cromosomas, el DNA y los nucleolos.
5. ¿Cuáles son las funciones de las mitocondrias y los cloroplastos? ¿Por qué los científicos creen que estos organelos surgieron de las células procarióticas?
6. ¿Cuál es la función de los ribosomas? ¿En qué parte de la célula se encuentran? ¿Sólo se les encuentra en las células eucarióticas?
7. Describe la estructura y función del retículo endoplásmico y del aparato de Golgi.
8. ¿Cómo se forman los lisosomas? ¿Cuál es su función?
9. Dibuja la estructura de los cilios y flagelos.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Si se tomaran muestras de tejido muscular de un corredor de maratón de nivel mundial y de un individuo sedentario, ¿cuál esperarías que tuviera una densidad mucho más elevada de mitocondrias? ¿Por qué?
2. Una de las funciones del citoesqueleto en las células animales es la de darles forma. Las células vegetales tienen una pared celular bastante rígida que rodea a la membrana plasmática. ¿Esto significa que es innecesario un citoesqueleto para la célula vegetal?
3. La mayoría de las células son muy pequeñas. ¿Qué restricciones físicas y metabólicas limitan el tamaño de la célula? ¿Qué problemas enfrentaría una célula enorme? ¿Qué adaptaciones podrían ayudar a sobrevivir a una célula muy grande?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

de Duve, C., "The Birth of Complex Cells". *Scientific American,* abril de 1996. Describe los mecanismos por los que se produjeron las primeras células eucarióticas a partir de antepasados procarióticos.

Ford, B. J. ,"The Earliest Views". *Scientific American,* abril de 1996. *Scientific American.* El autor utilizó los microscopios originales de Anton van Leewenhoek para observar el mundo microscópico como lo vio este investigador. Las imágenes fotográficas tomadas a través de estos muy primitivos instrumentos revelan notables detalles.

Hoppert, M. y Mayer, F., "Prokaryotes". *Scientific American,* noviembre-diciembre de 1999. Estas células relativamente simples poseen realmente una considerable organización interna.

Ingber, D. E., "The Architecture of Life". *Scientific American,* enero de 1998. Las fuerzas de acción contraria estabilizan el diseño de las estructuras orgánicas, desde los compuestos del carbono hasta la arquitectura reforzada del citoesqueleto de la célula.



CAPÍTULO 5

Estructura y función de la membrana celular

Una serpiente de cascabel lista para atacar.
(Imagen en recuadro) Una araña ermitaña café.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Venenos nocivos

5.1 ¿Qué relación hay entre la estructura de una membrana celular y su función?

Las membranas celulares aíslan el contenido de la célula mientras permiten la comunicación con el ambiente

Las membranas son "mosaicos fluidos" en los que las proteínas se mueven dentro de las capas de lípidos

La bicapa de fosfolípidos es la porción fluida de la membrana

Una variedad de proteínas forman un mosaico dentro de la membrana

5.2 ¿Cómo logran las sustancias atravesar las membranas?

Las moléculas de los fluidos se mueven en respuesta a los gradientes

El movimiento a través de las membranas se efectúa mediante transporte pasivo y activo

El transporte pasivo incluye difusión simple, difusión facilitada y ósmosis

Investigación científica: El descubrimiento de las acuaporinas

El transporte activo utiliza energía para mover moléculas en contra de sus gradientes de concentración

Las células absorben partículas o fluidos mediante endocitosis

La exocitosis saca materiales de la célula

El intercambio de materiales a través de las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula

5.3 ¿Cómo las uniones especializadas permiten a las células establecer conexiones y comunicarse?

Los desmosomas unen las células

Las uniones estrechas impiden las filtraciones en las células

Las uniones en hendidura y los plasmodesmos permiten la comunicación directa entre células

Conexiones evolutivas: Patas de caribú y diversidad de membranas

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Venenos nocivos



ESTUDIO DE CASO VENENOS NOCIVOS

ANSIOSOS POR EXPLORAR su nuevo ambiente, Karl y Mark, dos jóvenes compañeros de cuarto en la Universidad del Sur de California, conducían su automóvil hacia un sendero para excursionistas en el desierto de Mojave. Karl bromeaba con Mark a propósito de su teléfono celular. ¿Cómo podrían experimentar un territorio salvaje si llevaban un teléfono? Por su parte, Mark hacía bromas acerca de la voluminosa guía de campo *Flora y fauna del desierto*, que hacía más pesada la mochila de Karl. Con ánimo competitivo y atlético, los jóvenes vieron un risco y emprendieron una carrera para ver quién llegaba primero a la cima. Cuando Karl se apoyó en una saliente rocosa para impulsarse hacia arriba, se sorprendió al sentir un grueso cuerpo escamoso que se retorcía bajo su mano. Un repentino e inconfundible cascabeleo de advertencia fue seguido casi de inmediato por un intenso dolor en la base de su dedo pulgar. Al ver la enorme serpiente que se refugiaba en una grieta, Mark llamó rápidamente al servicio de emergencia 911. Para cuando escucharon el helicóptero que venía en su auxilio, ya habían consultado la guía de campo de Karl para identificar la serpiente de cascabel como la diamantina occidental (véase la foto al inicio del capítulo). Antes de llegar al hospital, la mano de Karl estaba amoratada, su presión arterial había bajado y los paramédicos le administraban oxígeno porque le costaba trabajo respirar.

Mientras tanto, en la zona rural de Kentucky, Melissa se preparaba para una cena romántica con su novio frente a una cálida chimenea. Al tomar entre sus manos la leña almacenada en un cobertizo en la parte trasera de su casa, no se dio cuenta de que había una telaraña que colgaba de la pila de madera con una araña ermitaña café de largas patas; la araña quedó entonces aprisionada contra la piel de Melissa (véase el recuadro en la foto que abre el capítulo). Ella nunca sintió la picadura de la araña. Horas después, al sentir una sensación de escozor, notó que había una protuberancia de color rojizo en su brazo. Melissa tuvo dificultades para dormir conforme el dolor aumentaba. A la mañana siguiente, alarmada por el verdugón morado que se extendía en su brazo, Melissa buscó ayuda médica. Después de una serie de pruebas para descartar otras causas, la doctora le dijo que sospechaba que se trataba de una picadura de araña ermitaña café. En muchos casos —le advirtió—, tales picaduras acaban con la piel que hay alrededor y con el tejido subcutáneo, para dar por resultado una herida abierta de considerables dimensiones y que en ocasiones tarda meses en sanar. Cuando la angustiada Melissa preguntó si había algún medicamento para evitar esto, la doctora, con pesar, sólo movió negativamente la cabeza.

¿Cómo los venenos de la serpiente de cascabel y la araña ermitaña café perforan los vasos sanguíneos, desintegran la piel y provocan otros síntomas en el cuerpo que potencialmente amenazan la vida? ¿Los venenos pueden atacar las membranas celulares?

5.1 ¿QUÉ RELACIÓN HAY ENTRE LA ESTRUCTURA DE UNA MEMBRANA CELULAR Y SU FUNCIÓN?

Las membranas celulares aíslan el contenido de la célula mientras permiten la comunicación con el ambiente

Como sabes ya, todas las células —al igual que muchos organelos dentro de las células eucarióticas— están rodeadas por membranas. Éstas desempeñan diversas funciones vitales:

- Aíslan selectivamente el contenido de la célula del medio externo, permitiendo que a través de la membrana se produzcan gradientes de concentración de sustancias disueltas.
- Regulan el intercambio de sustancias esenciales entre la célula y el fluido extracelular, o entre los organelos encerrados dentro de las membranas y el citosol circundante.
- Permiten la comunicación con otras células.
- Permiten las uniones en el interior de las células y entre ellas.
- Regulan muchas reacciones bioquímicas.

Éstas son tareas formidables para una estructura tan delgada, ya que unas 10,000 membranas apiladas apenas alcanzarían el espesor de esta página. La clave del funcionamiento de la membrana celular radica en su estructura. Las membranas no son simplemente láminas uniformes; son estructuras complejas y heterogéneas cuyas diferentes partes desempeñan funciones específicas y cambian de manera dinámica en respuesta al ambiente.

Todas las membranas de una célula tienen una estructura básica similar: proteínas que flotan en una doble capa de fosfolípidos (véase el capítulo 3). Los fosfolípidos desempeñan la función aislante de las membranas, mientras que las proteínas regulan el intercambio de sustancias y la comunicación con el ambiente, controlan reacciones bioquímicas asociadas con la membrana celular y forman uniones.

Las membranas son "mosaicos fluidos" en los que las proteínas se mueven dentro de las capas de lípidos

Antes de la década de los setenta, aunque los biólogos celulares sabían que las membranas celulares contenían proteínas y lípidos, los microscopios carecían de la suficiente resolución para determinar su estructura exacta. En 1972, los investigadores de biología celular S. J. Singer y G. L. Nicolson desarrollaron el **modelo del mosaico fluido** de las membranas celulares, cuya precisión se reconoce en la actualidad. De acuerdo con este modelo, cada membrana consta de un mosaico de dife-

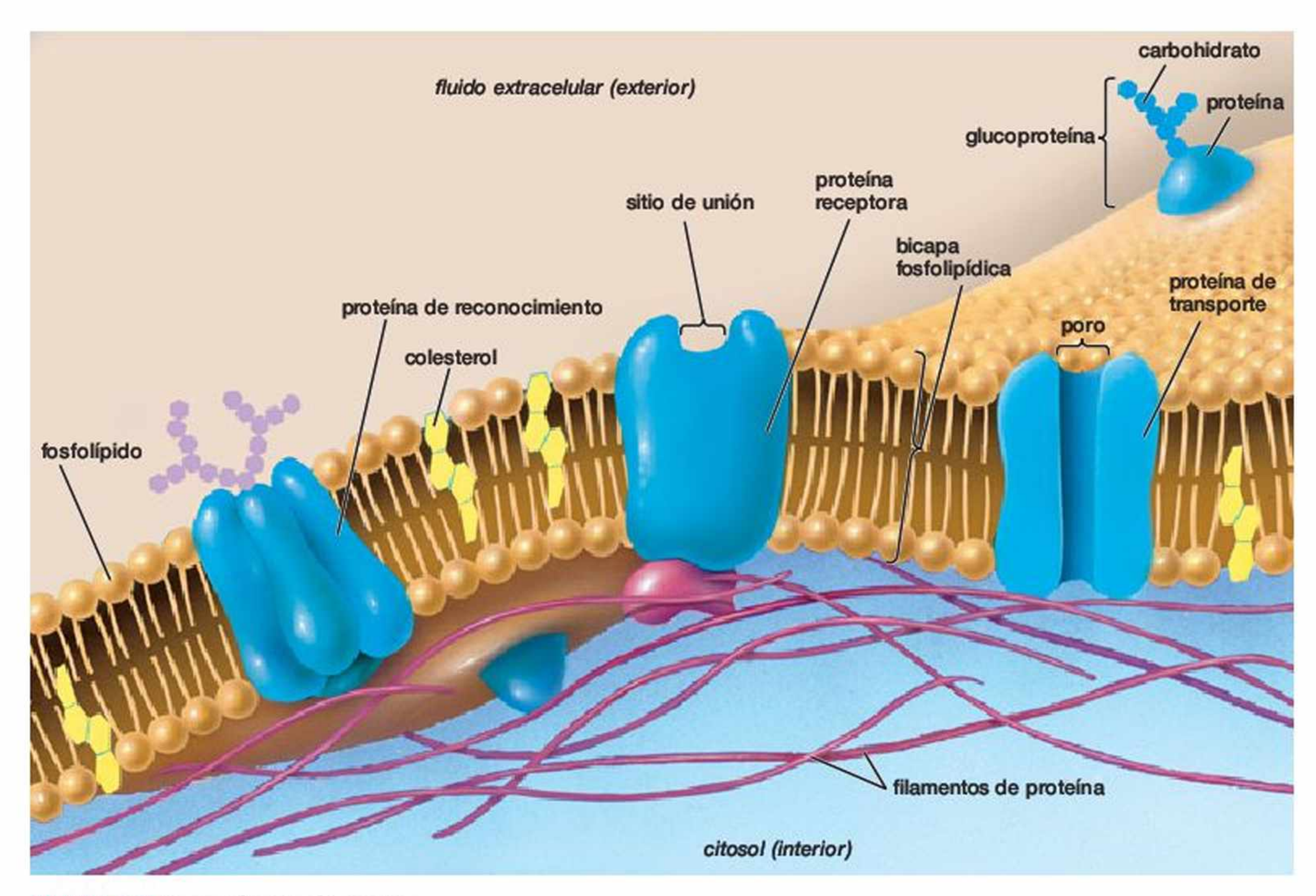


FIGURA 5-1 La membrana plasmática
La membrana plasmática es una capa doble de fosfolípidos que forman una matriz fluida en la que están incrustadas diversas proteínas (en azul). Muchas de éstas tienen carbohidratos unidos para formar glucoproteínas. Aquí se ilustran tres de los cinco tipos principales de proteínas de la membrana: de reconocimiento, receptoras y de transporte.

rentes proteínas que está en constante movimiento y que fluye dentro de un fluido viscoso constituido por una doble capa de fosfolípidos (**FIGURA 5-1**). Aunque los componentes de la membrana plasmática permanecen relativamente constantes, la distribución general de las proteínas y de diversos tipos de fosfolípidos puede cambiar con el tiempo. Examinemos más de cerca la estructura de las membranas.

La bicapa de fosfolípidos es la porción fluida de la membrana

Como vimos en el capítulo 3, un fosfolípido consta de dos partes muy distintas: una cabeza polar hidrofílica (que es atraída por el agua) y un par de colas no polares hidrofóbicas (que son repelidas por el agua). Las membranas contienen diferentes fosfolípidos del tipo general que se muestra en la **FIGURA 5-2**. Observa que en este fosfolípido particular, un doble enlace (que hace insaturado al lípido) presenta una flexión en la cola del ácido graso que ayuda a mantener la membrana fluida.

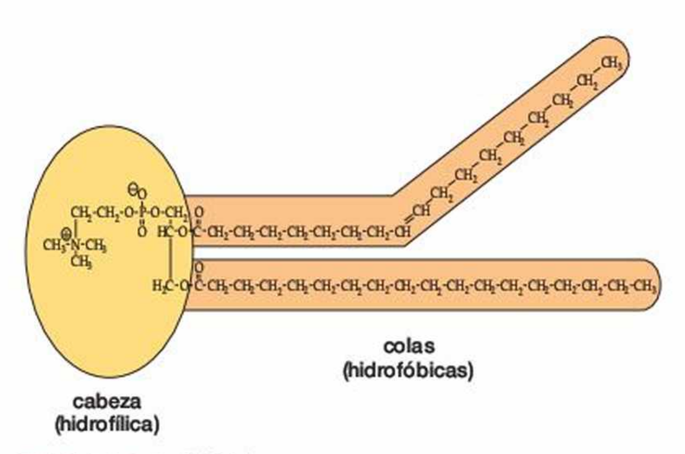


FIGURA 5-2 Fosfolípido

Todas las células están rodeadas por un medio acuoso. Los organismos unicelulares viven en agua dulce o en el océano, mientras que las células animales están bañadas por un *fluido extracelular* ligeramente salino que se filtra de la sangre. El citosol (el fluido en el interior de la célula en el que todos los organelos están suspendidos; véase el capítulo 4), en su mayor parte, está constituido por agua. De esta forma, las membranas plasmáticas separan el citosol acuoso de su ambiente externo acuoso, y membranas similares rodean los compartimientos acuosos dentro de la célula. En estas condiciones, los fosfolípidos espontáneamente se disponen en una doble capa llamada **bicapa fosfolipídica** (**FIGURA 5-3**). Entre el agua y las cabezas de fosfolípidos se forman puentes de hidrógeno, de manera que las cabezas hidrofílicas den hacia el citosol acuoso y hacia el fluido extracelular, formando las porciones interna y externa de la bicapa. Las interacciones hidrofóbicas (véase el capítulo 2) hacen que las colas fosfolipídicas se oculten dentro de la bicapa.

Las moléculas individuales de fosfolípidos no están unidas entre sí y las membranas incluyen fosfolípidos con ácidos grasos insaturados cuyos dobles enlaces producen "flexiones" en sus "colas" (véase el capítulo 3). Estas características permiten que los fosfolípidos se muevan con facilidad dentro de cada capa, y hacen muy fluida la bicapa. Así, cuanto más dobles enlaces existan para formar flexiones en las colas del lípido, más fluidas serán las membranas (**FIGURA 5-4**).

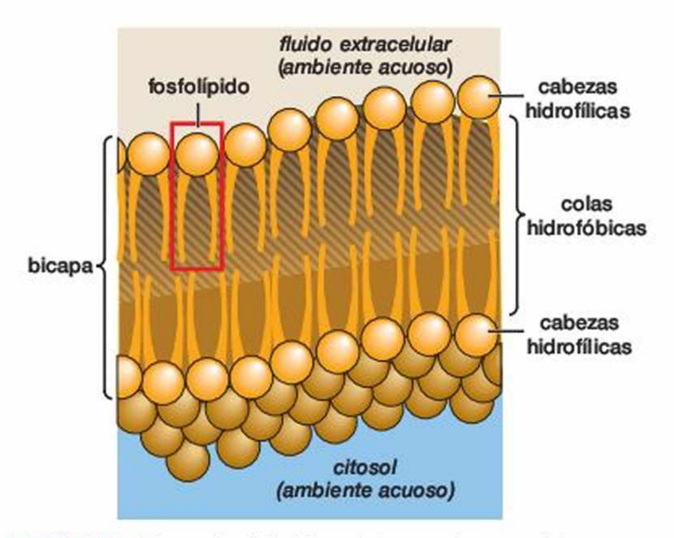


FIGURA 5-3 Bicapa fosfolipídica de la membrana celular

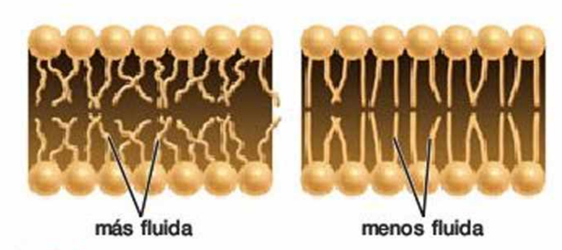


FIGURA 5-4 Las flexiones en las colas fosfolipídicas aumentan la fluidez de la membrana

Las células pueden tener diferentes grados de saturación en la bicapa lipídica, y estas diferencias en la fluidez de la membrana les permiten desempeñar distintas funciones o funcionar bien en diversos medios. Por ejemplo, las membranas tienden a volverse más fluidas a altas temperaturas (porque las moléculas se mueven más rápido) y menos fluidas a bajas temperaturas (porque las moléculas se mueven con mayor lentitud). Las membranas celulares de los organismos que viven en ambientes de baja temperatura, por consiguiente, tienen más probabilidad de ser ricas en fosfolípidos insaturados permitiendo que la membrana retenga la fluidez necesaria (véase el recuadro "Conexiones evolutivas: Patas de caribú y diversidad de membranas" más adelante en este capítulo).

Casi todas las moléculas biológicas, incluidas las sales, los aminoácidos y los azúcares, son polares y solubles en agua, es decir, hidrofílicas. De hecho, casi todas las sustancias que entran en contacto con las células son solubles en agua —hidrofílicas—, por lo que no pueden atravesar con facilidad las colas no polares e hidrofóbicas de los ácidos grasos de la bicapa fosfolipídica. Esta última se encarga primordialmente de la primera de las tres funciones de la membrana que mencionamos antes: aislar selectivamente el contenido de la célula del ambiente exterior. Algunos de los efectos más devastadores de ciertos venenos de serpientes y arañas ocurren porque éstos contienen enzimas que rompen los fosfolípidos y, por consiguiente, destruyen las membranas celulares, eliminando

su capacidad para retener el contenido de la célula. Sin embargo, el aislamiento de la membrana plasmática no es total. Como veremos después, moléculas muy pequeñas —como las de agua, oxígeno y dióxido de carbono—, al igual que moléculas de mayor tamaño, sin carga y solubles en lípidos, pueden atravesar con relativa libertad la bicapa lipídica.

En la mayoría de las células animales, la bicapa fosfolipídica de las membranas también contiene colesterol (véase la figura 5-1). Algunas membranas celulares tienen sólo unas cuantas moléculas de colesterol; otras tienen tantas moléculas de colesterol como de fosfolípidos. El colesterol afecta la estructura y la función de la membrana de varias maneras: hace a la bicapa más resistente y flexible, pero menos fluida a altas temperaturas, menos sólida a bajas temperaturas y menos permeable a sustancias solubles en agua como iones o monosacáridos.

La naturaleza flexible y un tanto fluida de la bicapa es muy importante para el funcionamiento de la membrana. Cuando respiramos, o movemos los ojos, o damos vuelta a las páginas de este libro, las células de nuestro cuerpo cambian de forma. Si sus membranas plasmáticas fueran rígidas en vez de flexibles, las células se romperían y morirían. Además, como vimos en el capítulo 4, las membranas de las células eucarióticas están en constante movimiento. Ciertos compartimientos encerrados por membranas transfieren sustancias a la célula, transportan materiales en el interior y los expulsan hacia el exterior, fusionando membranas en el proceso. Este flujo y fusión de membranas es posible gracias a la naturaleza fluida de la bicapa fosfolipídica.

Una variedad de proteínas forman un mosaico dentro de la membrana

Miles de proteínas están incrustadas en la superficie de la bicapa fosfolipídica de la membrana o unidas a ella. Muchas de las proteínas de las membranas plasmáticas tienen unidos grupos de carbohidratos, sobre todo en las partes que sobresalen de la célula (véase la figura 5-1). Estas proteínas se llaman **glucoproteínas** ("gluco" proviene de la palabra griega que significa "dulce" y se refiere a la porción de carbohidratos con sus subunidades semejantes al azúcar; véase el capítulo 3).

Las proteínas de la membrana se agrupan en cinco categorías principales con base en su función: proteínas receptoras, de reconocimiento, enzimáticas, de unión y de transporte.

La mayoría de las células poseen docenas de tipos de **proteínas receptoras** en sus membranas plasmáticas. Cada proteína receptora tiene un sitio de unión para una molécula específica (una hormona, por ejemplo). Cuando la molécula adecuada se une al receptor, éste se activa (a menudo cambiando su forma), lo que, a la vez, desencadena una secuencia de reacciones químicas dentro de la célula que da por resultado cambios en las actividades de esta última (**FIGURA 5-5**).

Una hormona producida por las glándulas suprarrenales, por ejemplo, provoca contracciones más fuertes en el músculo cardiaco cuando se une con los receptores adecuados. Otras moléculas que se unen a varios receptores pueden iniciar la división celular, el movimiento hacia la fuente de nutrimentos, o bien, la secreción de hormonas. Algunas proteínas receptoras actúan como compuertas de las proteínas de canal; sustancias químicas específicas que se unen a estos receptores hacen que las compuertas se abran y permiten el flujo de iones por los canales. Los receptores permiten que las células del sistema inmunitario reconozcan y ataquen a los invasores capaces de provocar una enfermedad. También permiten que las células nerviosas se comuniquen entre sí, y que las células en todo el cuerpo respondan a las hormonas.

Las **proteínas de reconocimiento** son glucoproteínas localizadas en la superficie de las células que sirven como etiquetas de identificación (véase la figura 5-1). Las células del sistema inmunitario, por ejemplo, reconocen una bacteria o un virus como invasor e inician su destrucción, en parte porque responden a sus glucoproteínas específicas. Estas mismas células ignoran los billones de células del propio cuerpo porque éstas tienen diversas glucoproteínas de identificación en sus superficies. Las glucoproteínas en la superficie de los glóbulos rojos poseen diferentes grupos de azúcares y determinan si el tipo de sangre es A, B, AB u O (véase el capítulo 12). El esperma humano reconoce las glucoproteínas únicas en los óvulos humanos, permitiendo que ocurra la fertilización.

Las **enzimas** son proteínas que a menudo están unidas a las superficies internas de las membranas. Las enzimas promueven reacciones químicas que sintetizan o rompen moléculas biológicas sin cambiar ellas mismas. Estudiaremos las enzimas con detalle en el capítulo 6.

Las **proteínas de unión** sirven de sostén a las membranas celulares de varias formas. Algunas proteínas de unión vinculan la membrana plasmática con la red de filamentos proteicos dentro del citoplasma, llamada citoesqueleto (véase la figura 4-6). Las uniones entre las proteínas de la membrana plasmática y los filamentos proteicos subyacentes producen las formas características de las células animales, que van desde los discos bicóncavos de los glóbulos rojos hasta las complejas ramificaciones de las células nerviosas. Otras proteínas de la membrana unen la célula a una matriz de otras fibras proteicas que existen en el entorno extracelular. Y otras más forman uniones entre células adyacentes, como se describirá más adelante en este capítulo.

Las **proteínas de transporte** regulan el movimiento de las moléculas hidrofílicas a través de la membrana plasmática. Algunas proteínas de transporte, llamadas *proteínas de canal*, forman canales cuyos poros centrales permiten que iones específicos o moléculas de agua pasen a través de la membrana en función de sus gradientes de concentración (véase la figura 5-1). Otras proteínas de transporte, llamadas *proteínas portadoras*, tienen sitios de unión que pueden sujetar temporalmente moléculas específicas por un lado de la membrana. Luego, la proteína de transporte cambia de forma (en algunos casos consumiendo energía celular), hace pasar la molécula a través de la membrana y la libera en el otro lado de ésta. En el siguiente apartado, aprenderemos más acerca de las proteínas de transporte.

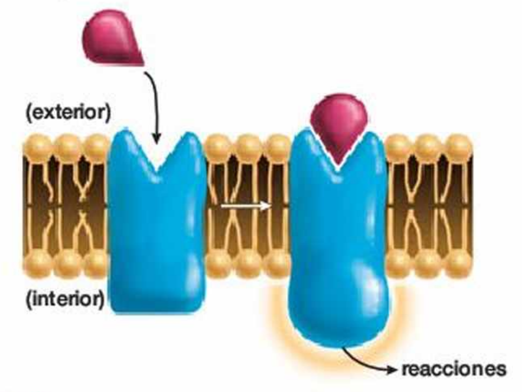


FIGURA 5-5 **Activación de los receptores**

5.2 ¿CÓMO LOGRAN LAS SUSTANCIAS ATRAVESAR LAS MEMBRANAS?

Las moléculas de los fluidos se mueven en respuesta a los gradientes

Ahora ya sabes que las sustancias se mueven directamente a través de las membranas por difusión traspasando la bicapa fosfolipídica, o bien, viajando por medio de proteínas especializadas en el transporte. Para comprender mejor este proceso, es necesario detenerse en algunas definiciones. Puesto que la membrana plasmática separa el fluido en el citosol celular del ambiente fluido extracelular, comencemos nuestro estudio del transporte a través de las membranas con una breve descripción de las características de los fluidos y con unas cuantas definiciones:

- **Fluido** es cualquier sustancia cuyas moléculas se mueven libremente pasando unas sobre otras; como resultado, los fluidos no tienen forma definida. Tanto los líquidos como los gases son fluidos.
- **Solutos** y **solventes:** Un soluto es una sustancia que puede disolverse (dispersarse en átomos, moléculas o iones individuales) en un solvente, que es un fluido (por lo general, un líquido) capaz de disolver el soluto. El agua, en donde ocurren todos los procesos biológicos, disuelve más sustancias que cualquier otro solvente, por lo que también se le llama el "solvente universal".
- La **concentración** de una sustancia en un fluido es una medida del número de moléculas de esa sustancia contenidas en un volumen dado del fluido. El término puede referirse a las moléculas en un gas; por ejemplo, la concentración de oxígeno en el aire. La concentración de una sustancia define la cantidad de soluto en una cantidad determinada de solvente.
- Un **gradiente** es la diferencia física en propiedades, como temperatura, presión, carga eléctrica o concentración de una sustancia particular en un fluido entre dos regiones adyacentes del espacio. Los principios básicos de la física nos dicen que se requiere energía para crear gradientes y que, con el tiempo, los gradientes tienden a desaparecer a menos que se suministre energía para mantenerlos, o a menos que una barrera los separe. Por ejemplo, los gradientes en temperatura provocan un flujo de energía de la región de más alta temperatura a la de menor temperatura. Los gradientes eléctricos pueden impulsar el movimiento de iones. Los gradientes de concentración de presión provocan que las moléculas o iones se muevan de una región a otra, de manera que la diferencia tiende a desaparecer. Las células emplean energía y las propiedades únicas de sus membranas celulares para generar **gradientes de concentración** de iones y varias moléculas en solución dentro de su citosol en relación con el entorno acuoso.

También es importante estar conscientes de que, a temperaturas por arriba del cero absoluto (–273°C o –459.4°F), los átomos, las moléculas y los iones están en constante movimiento aleatorio. Conforme la temperatura aumenta, su tasa de movimiento se incrementa, y a temperaturas en las que es posible que se desarrolle la vida, estas partículas se mueven muy rápidamente. Así que las moléculas y los iones en solución están bombardeándose y pasando unos sobre otros continuamente. Con el tiempo, estos movimientos aleatorios producen un movimiento neto de las moléculas, de las regiones de alta concentración a las regiones de baja concentración, en un proceso llamado **difusión**. Si no hay factores que se opongan a este movimiento, como cargas eléctricas, diferencias de presión o barreras físicas, el movimiento aleatorio de las moléculas continuará hasta que la sustancia esté dispersa de manera equitativa a través del fluido.

Para visualizar cómo el movimiento aleatorio de las moléculas o iones dentro de un fluido iguala los gradientes de concentración, consideremos un cubo de azúcar que se disuelve en el café, o las moléculas de perfume que salen de un frasco abierto hacia el aire. En cada uno de estos ejemplos, existe un gradiente de concentración. Si se deja abierto el frasco de perfume el tiempo suficiente, o si dejamos olvidado el café, finalmente tendremos un frasco vacío de perfume y una habitación perfumada con una rica fragancia, y un café frío, pero uniformemente dulce. En una analogía con la gravedad, diremos que tales movimientos "bajan" el gradiente de concentración.

Para observar la difusión en acción, coloquemos una gota de colorante vegetal en un vaso con agua. Con el tiempo, parecerá que la gota se extiende y se vuelve más pálida hasta que, en algún momento, aun sin agitación, todo el vaso con agua adquiere un color tenue uniforme. El movimiento aleatorio impulsa las moléculas de colorante hacia fuera y hacia dentro de la gota inicial. Sin embargo, como hay mucha más agua que colorante, las moléculas de éste tienen una mayor oportunidad de moverse de forma aleatoria hacia el agua que de regreso hacia la gota de colorante (**FIGURA 5-6**). De manera simultánea, el movimiento aleatorio hace que algunas moléculas de agua entren en la gotita de colorante, así que hay un movimiento neto del colorante al agua y viceversa. Al princi-

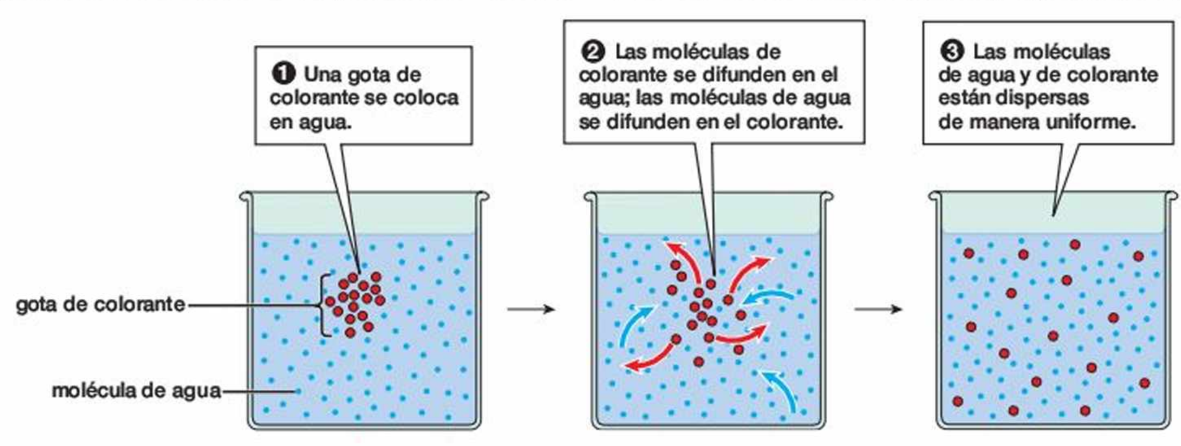


FIGURA 5-6 Difusión de un colorante en agua

pio, hay un gradiente de concentración muy alto y el colorante se difunde con rapidez. Conforme disminuyen las diferencias en concentración, el colorante se difunde de forma cada vez más lenta. Dicho de otro modo, cuanto mayor sea el gradiente de concentración, mayor será la rapidez de difusión. El movimiento neto del colorante continuará hasta que éste se disperse de manera uniforme en el agua. Entonces, al no haber gradiente de concentración de colorante ni de agua, la difusión se detendrá. Las moléculas individuales se seguirán moviendo aleatoriamente, pero no habrá cambios en la concentración del agua ni en la del colorante.

Si comparamos la difusión del colorante en agua caliente y fría, veremos que el calor aumenta la tasa de difusión. Esto se debe a que el calor incrementa la rapidez del movimiento aleatorio de las moléculas. Pero incluso a la temperatura corporal, la difusión no puede mover moléculas rápidamente a grandes distancias. Como aprendimos en el capítulo 4, la lenta tasa de difusión a lo largo de grandes distancias es una de las razones por las que la mayoría de las células son extremadamente pequeñas, y por las que las células de mayor tamaño tienden a ser muy delgadas.

RESUMEN

Los principios de la difusión

- La difusión es el movimiento neto de moléculas de un gradiente de mayor concentración a otro de menor concentración.
- Cuanto mayor es el gradiente de concentración, más rápida es la difusión.
- Cuanto mayor es la temperatura, más rápida es la difusión.
- Si no intervienen otros procesos, la difusión continuará hasta eliminar el gradiente de concentración.
- La difusión no puede desplazar moléculas rápidamente a grandes distancias.

El movimiento a través de las membranas se efectúa mediante transporte pasivo y activo

Existen significativos gradientes de concentración de iones y moléculas a través de las membranas plasmáticas de toda célula. Esto ocurre porque las proteínas en la membrana celular consumen energía para generar estos gradientes, y la permeabilidad selectiva de la membrana plasmática ayuda a mantenerlos. En este papel como guardián de la célula, la membrana plasmática provee dos tipos de movimiento: el *transporte pasivo* y el *transporte que requiere de energía* (**tabla 5-1**). El movimiento de las moléculas que pasa directamente a través de la membrana celular utilizando energía se describe como *transporte activo*.

El **transporte pasivo** puede describirse como difusión de sustancias a través de las membranas celulares. Como la difusión siempre ocurre bajando por gradientes de concentración, el transporte pasivo no requiere un gasto de energía. Los gradientes de concentración impulsan el movimiento y determinan la dirección de éste a través de la membrana. Los fosfolípidos y los canales proteicos de la membrana plasmática regulan qué iones o moléculas pueden cruzar, pero no afectan a la dirección del movimiento.

Durante el **transporte activo**, la célula utiliza energía para desplazar sustancias a través de la membrana contra un gradiente de concentración. En este caso, las proteínas de transporte sí controlan la dirección del movimiento. Una analogía útil para comprender la diferencia entre el transporte pasivo y el activo es un paseo en bicicleta. Si el ciclista no pedalea, sólo puede ir cuesta abajo, como en el transporte pasivo. En cambio, si gasta suficiente energía en pedalear, podrá ir también cuesta arriba, como en el transporte activo. Así, el transporte activo que utiliza energía para generar un gradiente de concentración es comparable a la situación en que se utiliza la energía muscular para pedalear la bicicleta cuesta arriba. El transporte pasivo por difusión que reduce los gradientes de concentración es como dejarse ir cuesta abajo, pues no se requiere de energía. Sin embargo, cabe aclarar que tanto el transporte pasivo como el hecho de dejarse ir cuesta abajo requieren de una inversión inicial de energía, ya sea mediante el transporte activo para generar el gradiente de concentración, o mediante el esfuerzo muscular para mover el cuerpo y la bicicleta cuesta arriba.

El transporte pasivo incluye difusión simple, difusión facilitada y ósmosis

La difusión puede ocurrir dentro de un fluido o a través de una membrana que separa dos compartimientos de fluido.

Tabla 5-1 Transporte a través de las membranas

Transporte pasivo	Difusión de sustancias a través de una membrana, bajando por un gradiente de concentración, presión o carga eléctrica. No requiere que la célula gaste energía.
Difusión simple	Difusión de agua, gases disueltos o moléculas solubles en lípidos a través de la bicapa fosfolipídica de una membrana.
Difusión facilitada	Difusión de agua, iones o moléculas solubles en agua, *por medio* de un canal o proteína portadora.
Ósmosis	Difusión de agua a través de una membrana de permeabilidad selectiva, de una región con mayor concentración de agua a una con menor concentración de agua.
Transporte que requiere energía	Movimiento de sustancias a través de una membrana, hacia dentro o hacia fuera de una célula utilizando energía celular, generalmente ATP.
Transporte activo	Movimiento de pequeñas moléculas individuales o iones en contra de sus gradientes de concentración a través de proteínas que llegan de un lado a otro de la membrana.
Endocitosis	Movimiento de partículas grandes, incluidas moléculas de gran tamaño o microorganismos enteros, hacia el interior de una célula; ocurre cuando la membrana plasmática envuelve la partícula en un saco membranoso que se introduce en el citosol.
Exocitosis	Movimiento de materiales hacia el exterior de una célula; ocurre cuando la membrana plasmática encierra el material en un saco membranoso que se desplaza hacia la superficie de la célula, se funde con la membrana plasmática y se abre hacia el exterior, permitiendo que su contenido se difunda.

FIGURA 5-7 Difusión a través de la membrana plasmática
a) Difusión simple: gases como el oxígeno y el dióxido de carbono y moléculas solubles en lípidos pueden difundirse directamente a través de los fosfolípidos. *b)* Difusión facilitada a través de un canal proteico: los canales (poros) permiten el paso a algunas moléculas solubles en agua, principalmente iones, que no pueden difundirse directamente a través de la bicapa. *c)* Difusión facilitada a través de una proteína portadora. **EJERCICIO: Idea un experimento que mida la rapidez inicial de difusión en células colocadas en soluciones de sacarosa de varias concentraciones. Traza una gráfica (rapidez o tasa inicial de difusión frente a concentración de la solución) que muestre el resultado esperado si la difusión es simple, y una gráfica que muestre el resultado esperado para la difusión facilitada.**

Muchas moléculas cruzan las membranas plasmáticas por difusión, impulsadas por diferencias entre su concentración en el citosol y en el ambiente exterior. Gracias a las propiedades de la membrana plasmática, diferentes moléculas cruzan la membrana en distintos lugares y con diferente rapidez.

Por ello, decimos que las membranas plasmáticas tienen **permeabilidad selectiva**; es decir, permiten *selectivamente* el paso de ciertas moléculas, pero evitan el paso de otras.

Algunas moléculas atraviesan membranas por difusión simple

Las moléculas solubles en lípidos, como el alcohol etílico, algunas vitaminas (A, D y E) y las hormonas esteroides se difunden fácilmente a través de la bicapa fosfolipídica en cualquier dirección, al igual que moléculas muy pequeñas, entre ellas el agua y gases disueltos como oxígeno y dióxido de carbono. Este proceso se denomina **difusión simple** (**FIGURA 5-7a**). Por lo general, la rapidez de difusión simple es función del gradiente de concentración a través de la membrana, la temperatura, el tamaño de la molécula y la facilidad con la que se disuelve en lípidos (su *solubilidad* en lípidos). Un gradiente de concentración alto, una temperatura elevada, tamaños moleculares reducidos y una mayor solubilidad en lípidos aumentan la rapidez de difusión simple.

Tal vez ahora te preguntes "¿Cómo puede el agua —una molécula polar— difundirse a través de la bicapa hidrofóbica (que literalmente significa "miedo al agua") y fosfolipídica?". La respuesta es que enormes cantidades de moléculas de agua chocan, de manera aleatoria, contra la membrana celular continuamente. Como no hay enlaces entre los fosfolípidos, un número relativamente pequeño de moléculas de agua se pierden en el haz de colas de los fosfolípidos. Conforme su movi-

miento aleatorio continúa, algunas alcanzan el lado más lejano de la membrana. Si predices que la difusión de agua a través de la bicapa sería un proceso relativamente lento e ineficiente, estarás en lo correcto. Sin embargo, como tantas moléculas de agua están chocando constantemente con la membrana, y puesto que las células tienen una gran área de membrana en relación con su volumen, cantidades significativas de agua logran filtrarse a través de la bicapa fosfolipídica.

Otras moléculas cruzan la membrana por difusión facilitada, con la ayuda de proteínas de transporte

La mayoría de los iones (por ejemplo, K^+, Na^+, Ca^{2+}) y las moléculas solubles en agua, como los aminoácidos y monosacáridos (azúcares simples), no pueden atravesar por sí solos la bicapa fosfolipídica. Estas moléculas sólo pueden difundirse al otro lado de la membrana con la ayuda de uno de dos tipos de proteínas de transporte: *proteínas de canal* o *proteínas portadoras.* Este proceso se denomina **difusión facilitada**.

Las **proteínas de canal** son proteínas de transporte que, al alinearse, forman poros o canales en la bicapa lipídica a través de los cuales el agua o ciertos iones pueden cruzar la membrana en cualquier dirección (**FIGURA 5-7b**). Las proteínas de canal tienen un diámetro interior y una distribución de cargas eléctricas específicos que sólo permiten el paso de ciertos iones. Las células nerviosas; por ejemplo, tienen canales distintos para iones sodio, potasio y calcio. Aunque el agua puede difundirse directamente a través de la bicapa fosfolipídica en todas las células, muchas de éstas tienen canales especializados para el agua, llamados **acuaporinas** (término que literalmente significa "poros de agua"). Las acuaporinas permiten que el agua cruce las membranas por difusión facilitada, que es más rápida que la difusión simple (véase "Investigación científica: El descubrimiento de las acuaporinas").

Las **proteínas portadoras** son proteínas de transporte con regiones distintivas llamadas *sitios activos* que unen moléculas específicas del citosol o del fluido extracelular, como aminoácidos, azúcares o pequeñas proteínas en particular. La unión activa un cambio en la forma de la portadora que permite que las moléculas pasen a través de la proteína y lleguen al otro lado de la membrana. Las proteínas portadoras que hacen posible la difusión facilitada no utilizan energía celular y pueden desplazar moléculas sólo si el gradiente de concentración es favorable (**FIGURA 5-7c**).

Ósmosis es la difusión de agua a través de membranas selectivamente permeables

La difusión del agua a través de membranas desde regiones con concentración elevada de agua a regiones con concentración baja tiene efectos tan drásticos e importantes sobre las células que usamos un nombre especial para referirnos a ella: **ósmosis**. (Aunque el movimiento del agua a través de las membranas se incrementa con presiones y temperaturas más elevadas, aquí nos enfocaremos en su movimiento como respuesta a los gradientes de concentración).

¿Qué queremos decir al describir una solución como "con alta concentración de agua" o "con baja concentración de agua"? La respuesta es sencilla: el agua pura tiene la concentración de agua más alta posible. Cualquier sustancia que se disuelve en agua (es decir, cualquier soluto) desplaza algunas de las moléculas de agua y también forma puentes de hidrógeno con muchas más de las moléculas de agua, evitando que éstas se muevan a través de la membrana permeable al agua. Así, cuanto mayor sea la concentración de sustancias disueltas, menor será la concentración de agua "libre" que está disponible para moverse a través de la membrana. Como es previsible, cuanto mayor sea la concentración de sustancias disueltas en una solución, mayor será la tendencia del agua a moverse a través de la membrana permeable a ella en esa solución.

Por ejemplo, cuando las soluciones de azúcar se separan mediante una membrana que es permeable selectivamente al agua, ésta se moverá por ósmosis de la solución con menor concentración de azúcar hacia la solución con una mayor concentración de azúcar. Esto ocurre porque existen más moléculas de agua libres en la solución con menor concentración de azúcar, así que más moléculas de agua chocarán con —y se moverán a través de— la membrana permeable al agua en ese lado. Como parece que la solución con mayor concentración de azúcar arrastra al agua a través de la membrana, se dice que tal solución tiene una *mayor fuerza osmótica* que la solución con menor concentración de azúcar, que tiene una *menor fuerza osmótica.*

Los científicos utilizan la palabra *tonicidad* para comparar las concentraciones de sustancias disueltas en agua a través de una membrana que es selectivamente permeable al agua. Las soluciones con iguales concentraciones de sustancias disueltas (y, por lo tanto, con iguales concentraciones de agua) se describen como **isotónicas** una con respecto a la otra (el prefijo "iso" significa "igual"). Cuando las soluciones isotónicas (por ejemplo, dos soluciones que contienen, cada una, 20 por ciento de azúcar) están separadas por una membrana permeable al agua, como la bolsa en la **FIGURA 5-8**, no hay movimiento neto de agua entre ellas, porque sus concentraciones de agua son iguales.

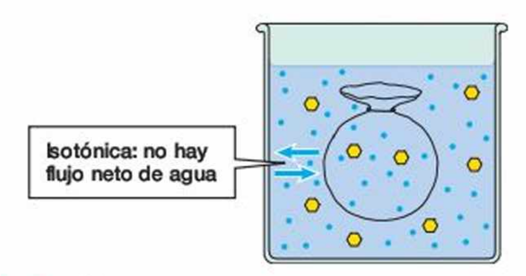


FIGURA 5-8 Solución isotónica

¿Qué sucede si una membrana permeable al agua separa una solución con una concentración más elevada de sustancias disueltas de otra con una menor concentración de solutos? En este caso, los científicos describen la solución más concentrada como una con mayor tonicidad o **hipertónica** con respecto a la otra solución (el prefijo "hiper" significa "exceso"), mientras que la solución más diluida se considera **hipotónica** ("hipo" significa "debajo"). Como las soluciones hipertónicas (con mayor fuerza osmótica) poseen más moléculas de soluto, tienen menos moléculas de agua libres para bombardear la membrana, así que el agua se mueve hacia ellas. Las soluciones hipotónicas tienen un mayor contenido de agua libre (y una menor fuerza osmótica), así que pierden agua a través de las membranas permeables a ésta (**FIGURA 5-9**). ¿Qué sucederá si coloca-

La observación de Louis Pasteur de que "la casualidad favorece a las mentes preparadas" es tan verdadera en nuestros días como lo fue en el siglo XIX, cuando así lo expresó por primera vez. Los científicos han reconocido por largo tiempo que la ósmosis a través de la bicapa fosfolipídica es demasiado lenta para explicar el movimiento del agua a través de algunas membranas celulares, incluidas las de los túbulos renales (que deben reabsorber enormes cantidades de agua que el riñón filtra de la sangre cada día) y las de los glóbulos rojos (véase la figura 5-10). En parte porque el agua es abundante en ambos lados de la membrana, y en parte porque el agua puede desplazarse directamente a través de la bicapa, los intentos por identificar las proteínas de transporte selectivas para el agua fracasaron repetidas veces.

Tiempo después, como a menudo sucede en la ciencia, la casualidad y las "mentes preparadas" se encontraron. A mediados de la década de los ochenta, el doctor Peter Agre (**FIGURA E5-1**), entonces en la Escuela de Medicina Johns Hopkins en Maryland, intentaba determinar la estructura de una glucoproteína de reconocimiento en los glóbulos rojos. Sin embargo, la proteína que aisló estaba contaminada con grandes cantidades de otra proteína. En vez de ignorar la proteína desconocida, él y sus colaboradores se dieron a la tarea de identificar su estructura. Encontraron que era similar a las proteínas de las membranas identificadas anteriormente, que se suponía eran proteínas de canal, pero cuya función se desconocía. Agre y sus colegas investigaron la función de la proteína haciendo que huevecillos de rana (que son ligeramente permeables al agua) incorporaran la proteína en sus membranas plasmáticas. Mientras los huevecillos sin la proteína misteriosa aumentaron de tamaño sólo levemente cuando se colocaron en una solución hipotónica, aquellos con la proteína se hincharon rápidamente y se reventaron dentro de la misma solución (**FIGURA E5-2a**). Estudios posteriores mostraron que ningún otro ion o molécula atravesó este canal, que se denominó "acuaporina". En 2000, Agre y otros equipos de investigación reportaron la estructura tridimensional de la acuaporina y describieron cómo aminoácidos específicos en su interior permiten que miles de millones de moléculas de agua se desplacen por el canal en una sola fila cada segundo, mientras repelen otros iones o moléculas (**FIGURA E5-2b**).

Actualmente, se tienen identificados muchos tipos de acuaporinas (incluidas por lo menos 11 diferentes versiones en el cuerpo humano), y se han encontrado en todas las formas de vida que se han investigado. Por ejemplo, la membrana plasmática de la vacuola central de las células vegetales es rica en acuaporinas, que le permiten llenarse rápidamente cuando hay agua disponible (véase la figura 5-11). Como las acuaporinas están tan profusamente distribuidas en los tejidos humanos incluyendo el cerebro, los pulmones, los músculos y los riñones, y puesto que las mutaciones de acuaporinas ahora se han vinculado con varios trastornos del ser humano, las implicaciones médicas de estos "poros para el agua" son enormes. En 2003, Agre recibió el Premio Nobel de Química por su descubrimiento, que fue resultado tanto de la persistencia como de la casualidad, o de lo que el mismo Agre describió como un "golpe de suerte".

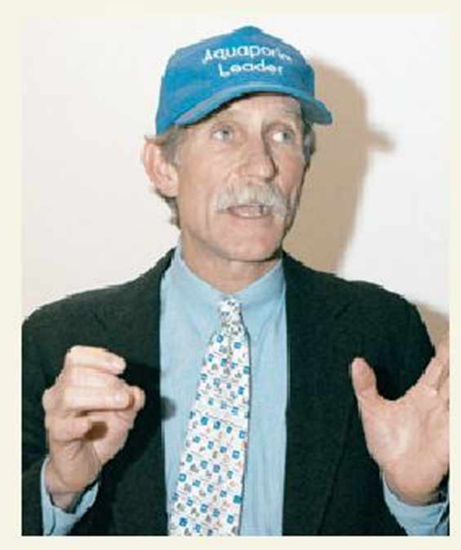
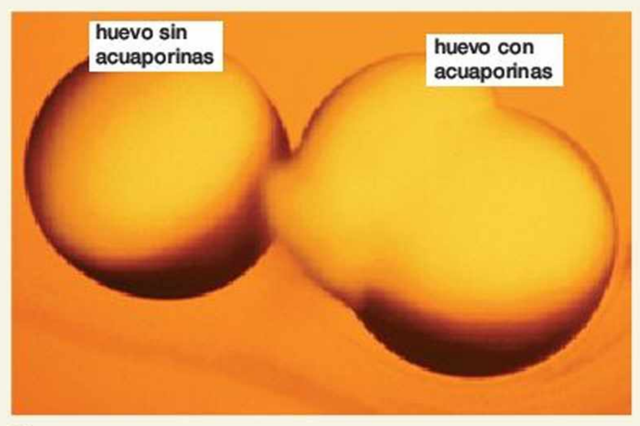
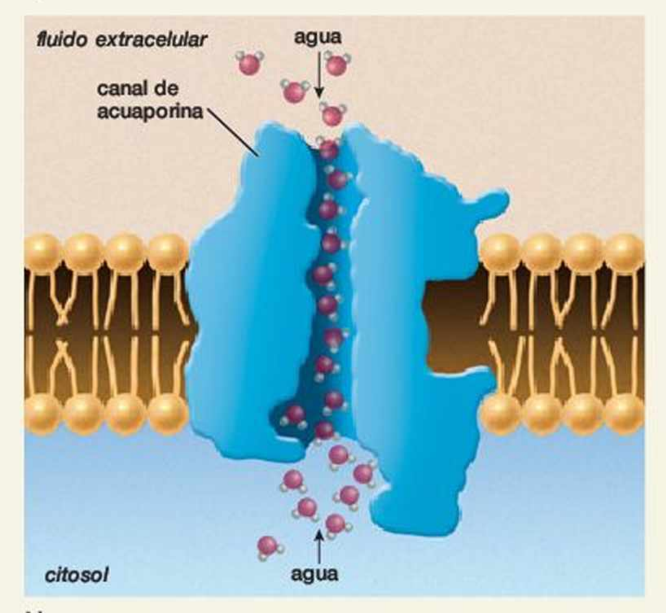


FIGURA E5-1 Peter Agre



a)



b)

FIGURA E5-2 Función y estructura de una acuaporina
a) El huevo de rana de la derecha tiene acuaporinas en su membrana plasmática, mientras que el de la izquierda no las tiene. Ambos han estado dentro de una solución acuosa durante 30 segundos. El huevo de la derecha reventó, mientras que el de la izquierda se hinchó sólo levemente. ***b)*** Una acuaporina consta de proteínas que forman un poro delgado (aquí se ve un corte transversal), en el que los aminoácidos cargados interactúan con las moléculas de agua y promueven su movimiento en cualquier dirección, mientras que repelen otras sustancias.

mos la bolsa permeable al agua que contiene una solución al 20 por ciento de azúcar en un contenedor con agua pura?

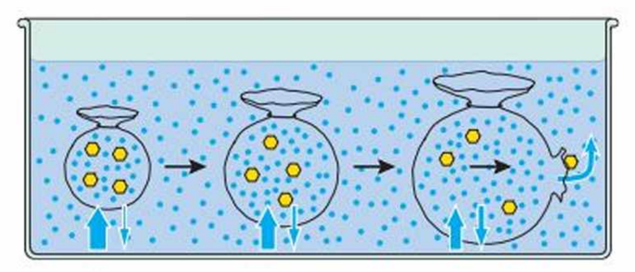


FIGURA 5-9 Solución hipotónica

Como el agua con 20 por ciento de azúcar es hipertónica con respecto al agua pura, la bolsa aumentará de tamaño conforme el agua entra en ella. Puesto que las soluciones en el interior y en el exterior nunca serán isotónicas una con respecto a la otra, si la bolsa es poco resistente, la presión del agua que entra terminará por reventarla.

RESUMEN

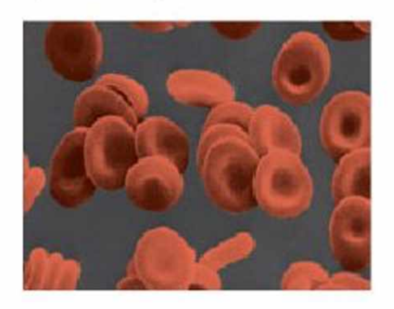
Los principios de la difusión

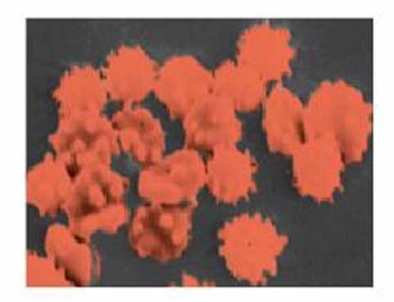
- La ósmosis es el movimiento del agua a través de una membrana selectivamente permeable mediante difusión simple o facilitada por las acuaporinas.
- El agua pasa a través de una membrana selectivamente permeable gracias al gradiente de concentración, y va del lado con una alta concentración de moléculas de agua libres al lado con una menor concentración de moléculas libres.
- Las sustancias disueltas reducen la concentración de moléculas de agua libres en una solución.
- Cuando se comparan soluciones separadas por una membrana que es selectivamente permeable al agua, los científicos describen la solución con una concentración más elevada de materiales disueltos como una solución hipertónica y con mayor fuerza osmótica (capacidad para hacer pasar al agua a través de ella) que la otra solución.

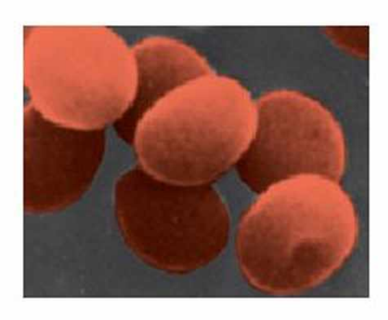
La ósmosis a través de la membrana plasmática desempeña un papel importante en la vida de las células

El fluido extracelular de los animales, por lo general, es isotónico con respecto al citosol de sus células; es decir, la concentración de agua que hay dentro es igual que la que hay fuera, de manera que no existe una tendencia neta del agua a entrar en las células o a abandonarlas. Aunque los tipos de partículas disueltas rara vez son los mismos en el interior y exterior de las células, la concentración total de las partículas disueltas sí es igual; por consiguiente, la concentración de agua en el interior es igual a la que hay en el exterior de las células.

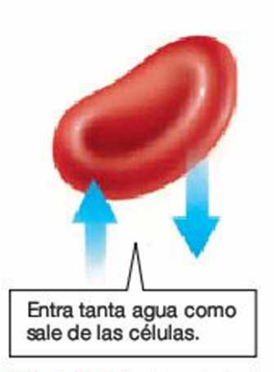
Si se sumergen glóbulos rojos en soluciones salinas de diferentes concentraciones, es posible observar los efectos del movimiento del agua a través de las membranas celulares. En

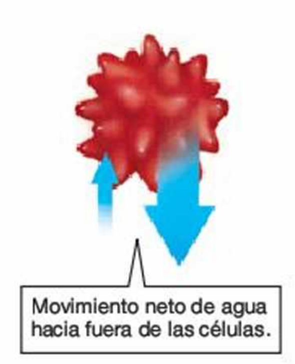






a) Solución isotónica **b) Solución hipertónica** **c) Solución hipotónica**





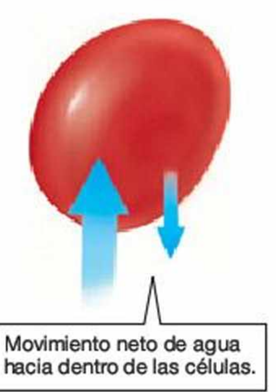
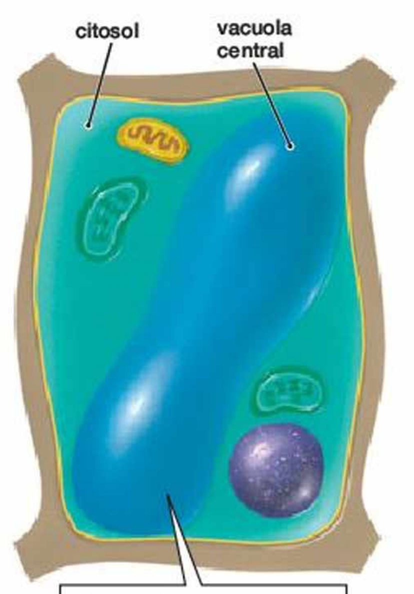
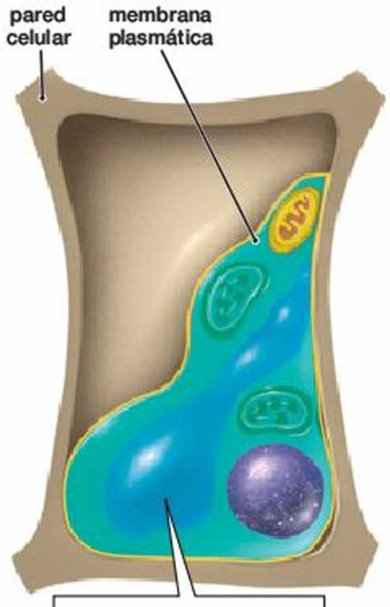
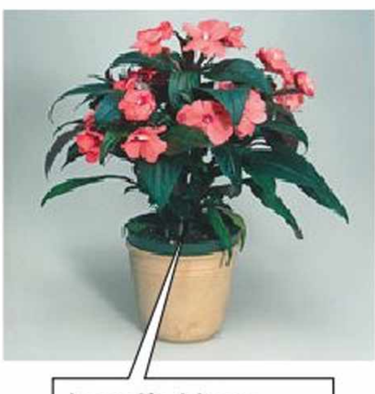


FIGURA 5-10 Efectos de la ósmosis

a) Si los glóbulos se sumergen en una solución isotónica de sal, no habrá movimiento neto de agua a través de la membrana plasmática. Los glóbulos rojos conservarán su forma característica de discos con depresión en el centro. ***b)*** Una solución hipertónica, con mayor cantidad de sal que la que hay en las células, hace que salga agua de estas últimas, provocando que se encojan y arruguen. ***c)*** Una solución hipotónica, con menos sal que la que hay en las células, hace que entre agua a éstas, las cuales, por consiguiente, se hinchan y corren el riesgo de reventar. **PREGUNTA: Todos los peces de agua dulce nadan en una solución que es hipotónica con respecto al fluido dentro de sus cuerpos. ¿Por qué entonces los peces de agua dulce no se hinchan y revientan?**







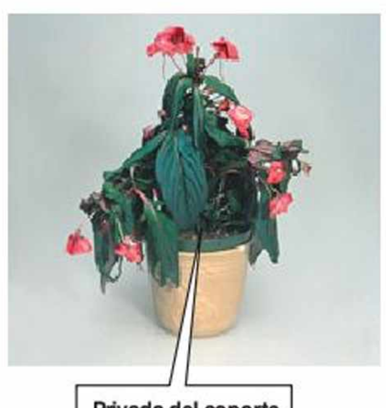


FIGURA 5-11 La presión de turgencia en las células vegetales
Las acuaporinas permiten que el agua entre y salga de las vacuolas centrales de las células vegetales. La célula (imagen superior) y la planta (imagen inferior) de la izquierda están rígidas gracias a la presión de turgencia del agua, mientras que las de la derecha han perdido presión a causa de la deshidratación. **PREGUNTA: Si una célula vegetal se coloca en agua que no contiene solutos, ¿la célula terminará por reventar? Explica por qué.**

una solución salina isotónica, el tamaño de la célula permanece constante (**FIGURA 5-10a**). Si la solución salina es hipertónica con respecto al citosol de los glóbulos rojos, el agua saldrá de las células por ósmosis, y las células se encogerán (**FIGURA 5-10b**). A la inversa, si la solución salina está muy diluida y es hipotónica con respecto al citosol de los glóbulos rojos, el agua entrará en las células, provocando que se hinchen (**FIGURA 5-10c**). Si los glóbulos rojos se colocan en agua pura, continuarán hinchándose hasta reventar.

La ósmosis ayuda a explicar por qué los protistas que viven en agua dulce, como el *Paramecium*, poseen estructuras especiales llamadas *vacuolas contráctiles* para eliminar el agua que continuamente se filtra en el citosol, que es hipertónico con respecto al agua dulce en la que viven. La energía celular se utiliza para bombear sales del citosol hacia los conductos de recolección de la vacuola contráctil. El agua, por ósmosis, llena el reservorio central. Cuando éste se encuentra lleno, se contrae, expulsando el agua a través de un poro en la membrana plasmática (véase la figura 4-16).

La ósmosis a través de las membranas plasmáticas es crucial para muchos procesos biológicos, incluida la absorción del agua por las raíces de las plantas, la absorción en el intestino del agua ingerida y la reabsorción de agua en los riñones.

Casi toda célula vegetal sobrevive gracias al agua que entra por ósmosis. Como vimos en el capítulo 4, la mayoría de las células vegetales tienen un gran compartimiento encerrado por la membrana, llamado vacuola central, que está lleno con sustancias disueltas que se almacenan ahí. Estas sustancias disueltas hacen que el contenido de la vacuola sea hipertónico con respecto al citosol celular, que, a la vez, generalmente es hipertónico en relación con el fluido extracelular que baña las células. Por consiguiente, el agua entra en el citosol y luego en la vacuola por ósmosis. La presión del agua dentro de la vacuola, llamada **presión de turgencia**, empuja el citosol hacia arriba contra la pared celular con una considerable fuerza (**FIGURA 5-11**, imagen superior izquierda). Las paredes celulares, por lo general, son flexibles, de manera que tanto la forma y la rigidez de la célula dependen de la presión de turgencia. Así, la presión de turgencia brinda soporte para las partes no leñosas de las plantas. Si olvidas regar las plantas de tu casa, la vacuola central y el citosol de cada célula pierden agua y la membrana plasmática se encoge alejándose de su pared celular conforme la vacuola se contrae, en un proceso llamado **plasmólisis**. Al igual que un globo se desinfla cuando el aire sale, así también la planta se marchita conforme sus células pierden la presión de turgencia y la plasmólisis ocurre. (**FIGURA 5-11**, imagen inferior).

El transporte activo utiliza energía para mover moléculas en contra de sus gradientes de concentración

Todas las células necesitan transportar algunos materiales "cuesta arriba" a través de sus membranas plasmáticas, contra los gradientes de concentración. Por ejemplo, todas las células requieren algunos nutrimentos que están menos concentra-

dos en el ambiente que en el citosol de la célula; la difusión haría que la célula perdiera esos nutrimentos, en vez de obtenerlos. Otras sustancias, como los iones sodio y calcio, se mantienen en concentraciones mucho más bajas dentro de las células que en el fluido extracelular. Cuando estos iones se difunden al interior de las células, se deben bombear hacia fuera en contra de sus gradientes de concentración.

En el transporte activo, las proteínas de la membrana utilizan energía celular para pasar moléculas o iones al otro lado de la membrana plasmática, por lo regular en contra de sus gradientes de concentración (**FIGURA 5-12**). Las proteínas de transporte activo abarcan todo el espesor de la membrana y tienen dos sitios activos. Uno de ellos (que podría estar de cara al interior o al exterior de la membrana plasmática, dependiendo de la proteína de transporte) se une a una molécula o ion determinado, por ejemplo, un ion calcio. El segundo sitio (que siempre está en el interior de la membrana) se une a una molécula portadora de energía, que normalmente es trifosfato de adenosina (ATP, que se presentó en el capítulo 3). El ATP cede energía a la proteína, lo que provoca que altere su forma y desplace el ion calcio al otro lado de la membrana (en el proceso, libera uno de sus grupos fosfato, para convertirse en difosfato de adenosina [ADP]). Las proteínas de transporte activo a menudo se llaman *bombas* —en analogía a las bombas de agua— porque utilizan energía para mover iones o moléculas "cuesta arriba" en contra de un gradiente de concentración. Como veremos, las bombas de la membrana plasmática son vitales en la absorción de minerales por las plantas, la absorción de minerales en nuestro intestino, y el mantenimiento de gradientes de concentración indispensables para el funcionamiento de las células nerviosas.

Las células absorben partículas o fluidos mediante endocitosis

Las células han desarrollado varios procesos que utilizan energía celular para obtener o expeler partículas o sustancias que son demasiado grandes para ser transportadas directamente a través de la membrana. Las células pueden obtener fluidos o partículas de su ambiente extracelular, en especial proteínas grandes o microorganismos enteros, como bacterias, mediante un proceso llamado **endocitosis** (que significa "adentro de la célula", en griego). Durante la endocitosis, la membrana plasmática absorbe la gotita de fluido o partícula y estrangula una bolsa membranosa llamada *vesícula*, la cual queda encerrada en el citosol y contiene el fluido o partícula en su interior. Podemos distinguir tres tipos de endocitosis con base en el tamaño y tipo del material capturado y el método de captura: *pinocitosis, endocitosis mediada por receptores y fagocitosis.*

La pinocitosis introduce líquidos en la célula

En la **pinocitosis** (que significa "proceso o acción de beber de la célula"), una zona muy reducida de la membrana plasmática forma una pequeña depresión que se hace más profunda conforme se llena de fluido extracelular y sigue hundiéndose hasta estrangularse dentro del citosol para formar una diminuta vesícula (**FIGURA 5-13**). La pinocitosis transfiere una gotita de fluido extracelular, contenida dentro de la depresión de la membrana, al interior de la célula. Así, la célula adquiere materiales con la misma concentración que el fluido extracelular.

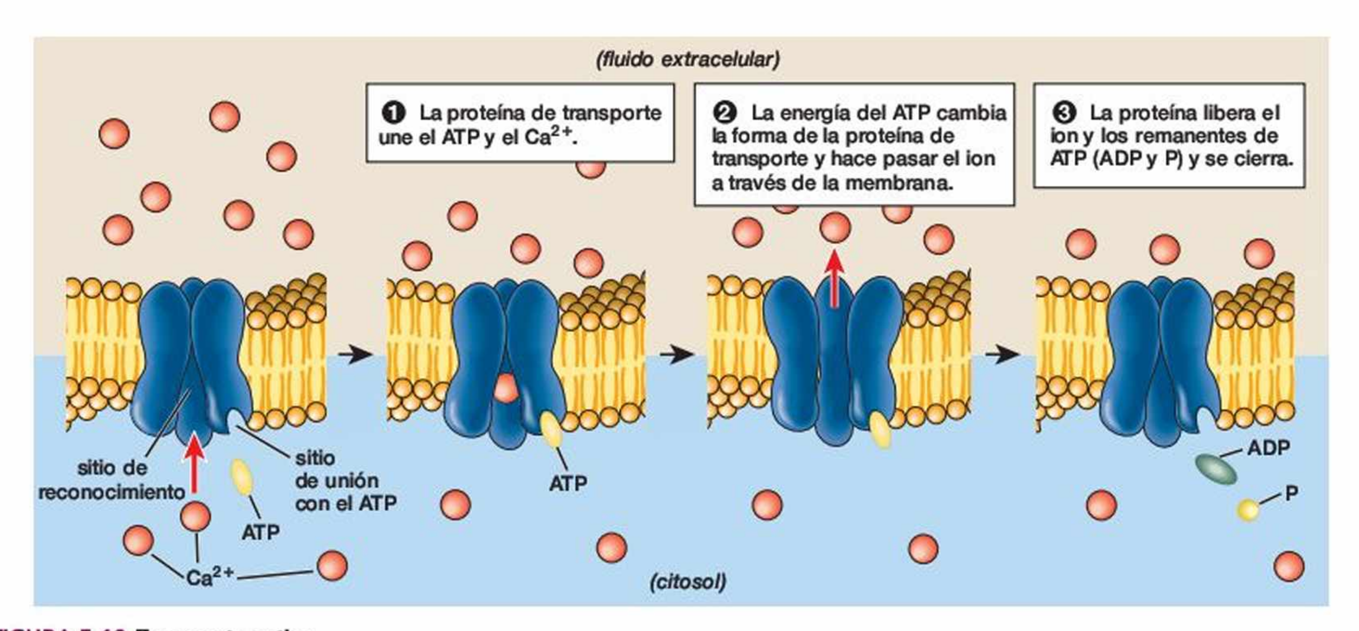
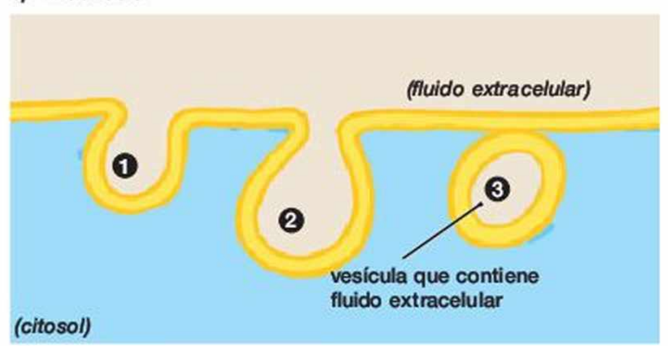


FIGURA 5-12 Transporte activo
El transporte activo utiliza energía celular para pasar moléculas de un lado al otro de la membrana plasmática, en contra de un gradiente de concentración. Una proteína de transporte (azul) tiene un sitio de unión para ATP y un sitio de reconocimiento para las moléculas que van a ser transportadas, en este caso, iones calcio (Ca^{2+}). Observa que cuando el ATP dona su energía, pierde su tercer grupo fosfato y se convierte en ADP + P.

a) Pinocitosis



1 Se forma una depresión en la membrana plasmática, que **2** se hace más profunda y se llena de fluido extracelular. **3** La membrana encierra el fluido extracelular, formando una vesícula.

b) Pinocitosis en una suave célula muscular

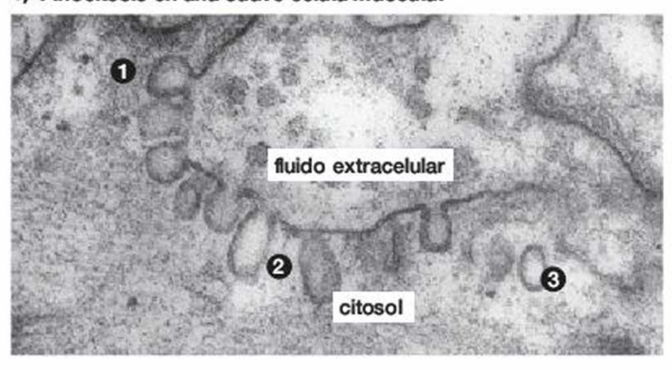


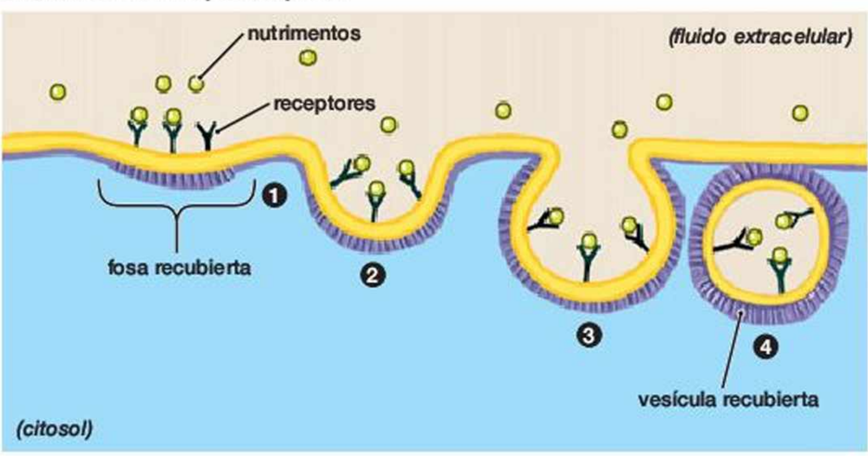
FIGURA 5-13 Pinocitosis
Los números encerrados en un círculo corresponden tanto al diagrama como a la micrografía de electrones.

La endocitosis mediada por receptores introduce moléculas específicas en la célula

Las células pueden captar ciertas moléculas o complejos de moléculas (paquetes que contienen proteína y colesterol, por ejemplo) mediante un proceso llamado **endocitosis mediada por receptores** (**FIGURA 5-14**). Este proceso puede concentrar selectivamente moléculas específicas dentro de una célula. Casi todas las membranas plasmáticas tienen muchas proteínas receptoras en su superficie externa y cada proteína tiene un sitio de unión para una molécula de nutrimento en particular. En algunos casos, estos receptores se acumulan en depresiones de la membrana plasmática llamadas *fosas recubiertas*. Si la molécula correcta entra en contacto con una proteína receptora en una de estas fosas recubiertas, se adhiere al sitio de unión. La fosa recubierta se hunde hasta formar una bolsa en forma de U, que finalmente se estrangula para formar una vesícula dentro del citosol. El complejo formado por el receptor y las moléculas de nutrimento, junto con un poco de fluido extracelular, se introduce en el citosol dentro de la vesícula recubierta.

FIGURA 5-14 Endocitosis mediada por receptores
Los números encerrados en un círculo corresponden tanto al diagrama como a la micrografía de electrones.

Endocitosis mediada por receptores

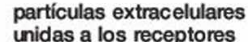


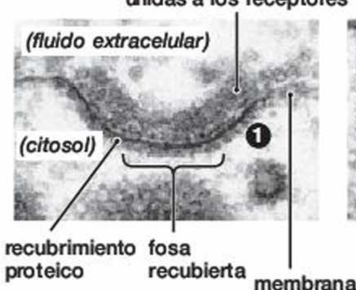
1 Las proteínas receptoras para moléculas específicas o complejos de moléculas se localizan en los sitios de fosas recubiertas.

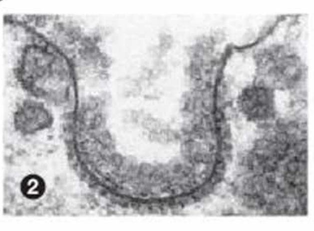
2 Los receptores se unen a las moléculas y en la membrana se forma una depresión.

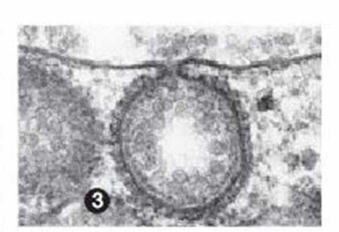
3 La región de la fosa recubierta de la membrana encierra las moléculas unidas a los receptores.

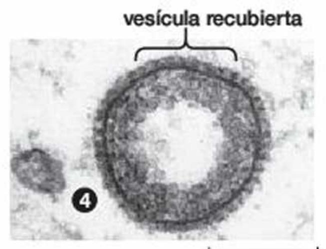
4 En el citosol se libera una vesícula ("vesícula recubierta") que contiene las moléculas unidas.



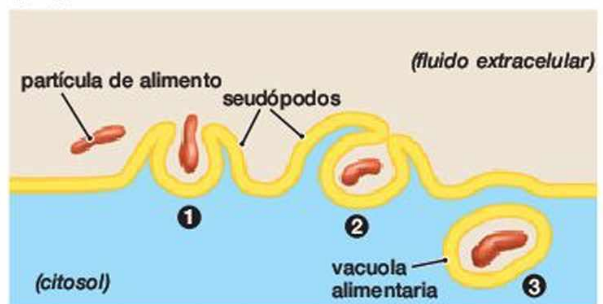








a) Fagocitosis



1 La membrana plasmática extiende seudópodos hacia una partícula extracelular (por ejemplo, de alimento). 2 Los extremos de los seudópodos se fusionan, encapsulando la partícula. 3 Una vesícula llamada vacuola alimentaria se forma al engullir la partícula.

b) *Amoeba*



Una *Amoeba* (un protista de agua dulce) engulle un *Paramecium* mediante fagocitosis.

c) Glóbulo blanco



Un glóbulo blanco ingiere bacterias mediante fagocitosis.

FIGURA 5-15 Fagocitosis

La fagocitosis introduce partículas grandes en la célula

Las células utilizan la fagocitosis (que significa "acción de comer de la célula") para captar partículas grandes, incluso microorganismos enteros (FIGURA 5-15a). Por ejemplo, cuando la *Amoeba*, un protista de agua dulce, detecta un suculento *Paramecium*, extiende partes de su membrana exterior. Estas extensiones de la membrana se llaman seudópodos ("pies falsos", en latín). Los extremos de los seudópodos se fusionan alrededor de la presa, que queda encerrada dentro de una vesícula llamada *vacuola alimentaria,* para ser digerida (FIGURA 5-15b). Al igual que la *Amoeba*, los glóbulos blancos de la sangre también utilizan la fagocitosis y la digestión intracelular para engullir y destruir a las bacterias que invaden el organismo (FIGURA 5-15c) en un drama que ocurre con frecuencia dentro de nuestro cuerpo.

La exocitosis saca materiales de la célula

Las células a menudo utilizan energía para realizar el proceso inverso de la endocitosis, conocido como **exocitosis** (que significa "afuera de la célula", en griego), para deshacerse de materiales indeseables, como los productos de desecho de la digestión, o para secretar sustancias, como las hormonas, hacia el fluido extracelular (FIGURA 5-16). Durante la exocitosis, una vesícula con membrana, que lleva el material a expulsar, se desplaza hasta la superficie de la célula, donde la membrana de la vesícula se fusiona con la membrana plasmática de la célula. Luego, la vesícula se abre hacia el fluido extracelular y su contenido se difunde hacia fuera.

El intercambio de materiales a través de las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula

Como aprendimos en el capítulo 4, la mayoría de las células son demasiado pequeñas para verse a simple vista; miden entre 1 y 100 micras (o millonésimas de metro) de diámetro (véase la figura 4-1). ¿Por qué? Conforme una célula aproximadamente esférica crece, sus regiones más internas se alejan de la membrana plasmática, que es responsable de suministrar todos los nutrimentos de las células y de eliminar sus productos de desecho. Buena parte del intercambio ocurre mediante el lento proceso de difusión. En una célula gigante hipotética de 8.5 pulgadas (20 centímetros) de diámetro, las moléculas de oxígeno tardarían más de 200 días en difundirse hacia el centro de la célula; para entonces, la célula habría muerto por falta de oxígeno. Conforme una célula esférica crece, su volumen se incrementa más rápidamente que su área de superficie. Así que una célula de gran tamaño, que requie-

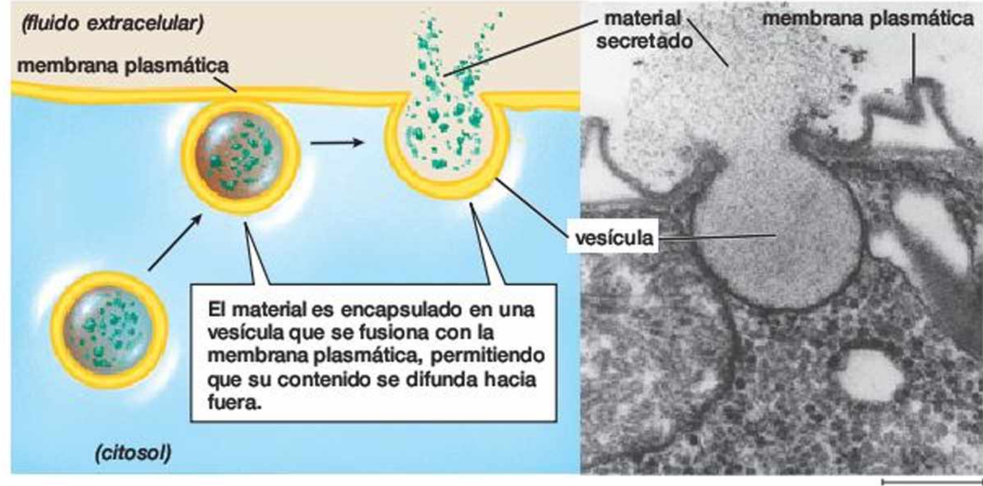


FIGURA 5-16 Exocitosis La exocitosis es, funcionalmente, el proceso inverso de la endocitosis. PREGUNTA: ¿Cómo difiere la exocitosis de la difusión de materiales fuera de la célula?

re de más nutrimentos y que produce mayor cantidad de desechos, tiene una área relativamente más pequeña de membrana para efectuar este intercambio que una célula pequeña (**FIGURA 5-17**).

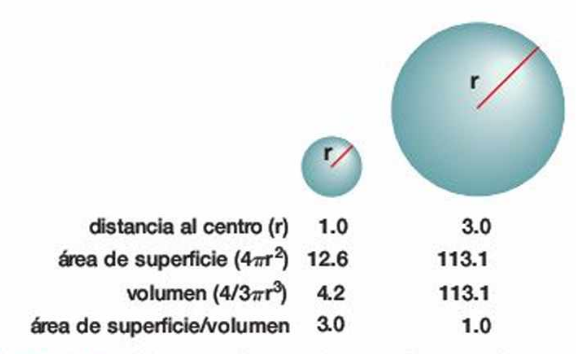


FIGURA 5-17 Relaciones de área de superficie y volumen

En una célula muy grande y aproximadamente esférica, el área de superficie de la membrana plasmática sería demasiado pequeña para cumplir con las necesidades metabólicas de la célula. Esta restricción limita el tamaño de la mayoría de las células. Sin embargo, algunas de ellas, como las neuronas y las células musculares, pueden extenderse más porque tienen una forma alargada que aumenta el área de la superficie de su membrana, de manera que la razón entre el área de superficie y el volumen es relativamente elevada. Por ejemplo, las células que revisten el intestino delgado tienen membranas plasmáticas que se proyectan como filamentos, llamados *microvellosidades* (**FIGURA 5-18a**, imagen central). Estas estructuras forman una enorme área de superficie para absorber nutrimentos a partir del alimento digerido.

5.3 ¿CÓMO LAS UNIONES ESPECIALIZADAS PERMITEN A LAS CÉLULAS ESTABLECER CONEXIONES Y COMUNICARSE?

En los organismos multicelulares, las membranas plasmáticas mantienen unidos cúmulos de células y forman rutas mediante las cuales las células se comunican con sus vecinas. Dependiendo del organismo y del tipo de célula, pueden establecerse cuatro tipos de conexiones entre las células: *desmosomas*, *uniones estrechas*, *uniones en hendidura o abiertas y plasmodesmos*. Mientras que los plasmodesmos se restringen a las plantas vegetales, algunas células animales presentan los otros tres tipos de uniones.

Los desmosomas unen las células

Como sabes, los animales son organismos flexibles y móviles. Muchos de los tejidos de los animales se estiran, comprimen y flexionan cuando el animal se mueve. Las células de la piel, el intestino, la vejiga urinaria y otros órganos deben adherirse firmemente unas a otras para no rasgarse por los esfuerzos del movimiento. Estos tejidos animales tienen uniones llamadas **desmosomas**, que mantienen unidas a células adyacentes (**FIGURA 5-18a**). En un desmosoma, las membranas de células adyacentes se unen mediante proteínas y carbohidratos. Filamentos proteicos unidos al interior de los desmosomas se extienden hacia el interior de cada célula y refuerzan la unión.

Las uniones estrechas impiden las filtraciones en las células

El cuerpo animal contiene muchos tubos y bolsas que deben retener su contenido sin que haya fugas; por ejemplo, la piel o una vejiga urinaria con fugas provoca-

a) Desmosoma — intestino delgado; células que revisten el intestino delgado; microvellosidades; desmosoma; membranas plasmáticas (corte); Fibras proteicas que mantienen unidas las células.; filamentos proteicos en el citosol

b) Uniones estrechas — vejiga urinaria; células que revisten la vejiga; membranas plasmáticas (corte); Las uniones estrechas, formadas por fibras proteicas, sellan las membranas de las células.

FIGURA 5-18 Estructuras de unión de las células
a) Las células que revisten el intestino delgado están unidas firmemente unas a otras mediante desmosomas. Filamentos proteicos unidos a la superficie interior de cada desmosoma se extienden hacia el citosol y se sujetan a otros filamentos dentro de la célula, lo que fortalece la conexión entre las células. ***b)*** Las uniones estrechas evitan las fugas entre células, como sucede en las células de la vejiga urinaria.

rían un desastre en el resto del cuerpo. Cuando las células deben formar una barrera a prueba de agua, los espacios entre ellas se sellan con fibras de proteína para constituir **uniones estrechas** (FIGURA 5-18b). Estas "juntas" de proteína evitan que el fluido pase entre células adyacentes.

Las uniones en hendidura y los plasmodesmos permiten la comunicación entre células

Los organismos multicelulares deben coordinar las acciones de sus células componentes. En los animales, la mayoría de las células que están en contacto con otras —es decir, casi todas las células del cuerpo— se comunican mediante canales proteicos que conectan el interior de células adyacentes. Estos canales intercelulares se denominan **uniones en hendidura o abiertas** (FIGURA 5-19a). Hormonas, nutrimentos, iones e incluso señales eléctricas pueden pasar por los canales de las uniones en hendidura.

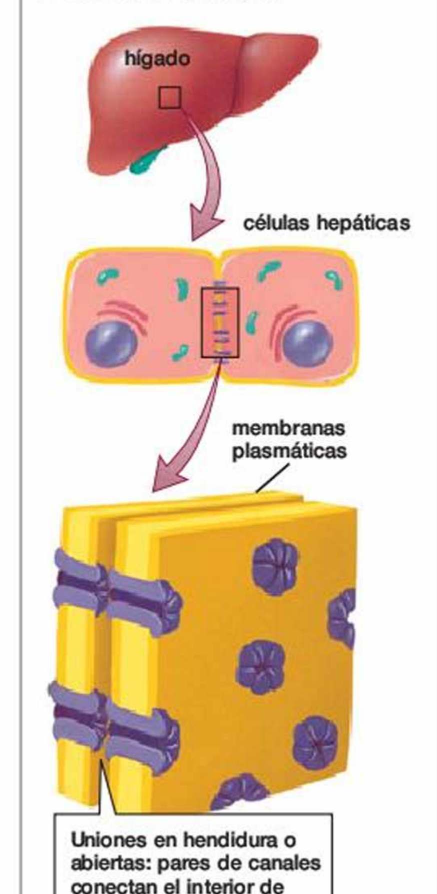
Prácticamente todas las células vivas de las plantas están conectadas entre sí por **plasmodesmos**, que son aberturas en las paredes de células vegetales adyacentes, revestidas con una membrana plasmática y llenas de citosol. Los plasmodesmos crean puentes citosólicos continuos entre las partes internas de células adyacentes (FIGURA 5-19b). Muchas células vegetales tienen miles de plasmodesmos, que permiten el libre paso de agua, nutrimentos y hormonas de una célula a otra.

CONEXIONES EVOLUTIVAS

Patas del caribú y diversidad de membranas

Las membranas de todas las células tienen una estructura similar, que refleja la herencia evolutiva común de toda la vida en la Tierra. No obstante, las funciones de las membranas varían de forma considerable de un organismo a otro, e incluso de una célula a otra dentro de un mismo organismo.

Cuando describimos las membranas hicimos hincapié en las singulares funciones de las proteínas de la membrana. Ello podría hacernos pensar que los fosfolípidos no son más que un lugar impermeable en el que se encuentran las proteínas. Eso no es del todo cierto, como queda de manifiesto al examinar los fosfolípidos de la membrana plasmática de las células de las patas del caribú, un animal que vive en regiones muy frías de Norteamérica (FIGURA 5-20). Durante los largos inviernos árticos de estas regiones, las temperaturas llegan muy por debajo del punto de congelación, es decir, de los 0°C. Si el caribú tratara de mantener calientes sus patas y pezuñas, desperdiciaría valiosa energía. Por fortuna, estas condiciones han favorecido la evolución de sistemas especializados de arterias y venas en las patas del caribú que permiten que la temperatura de la parte inferior de las extremidades descienda casi hasta los 0°C, conservando así el calor corporal. Las partes superiores de las patas y el tronco, en cambio, se permanecen



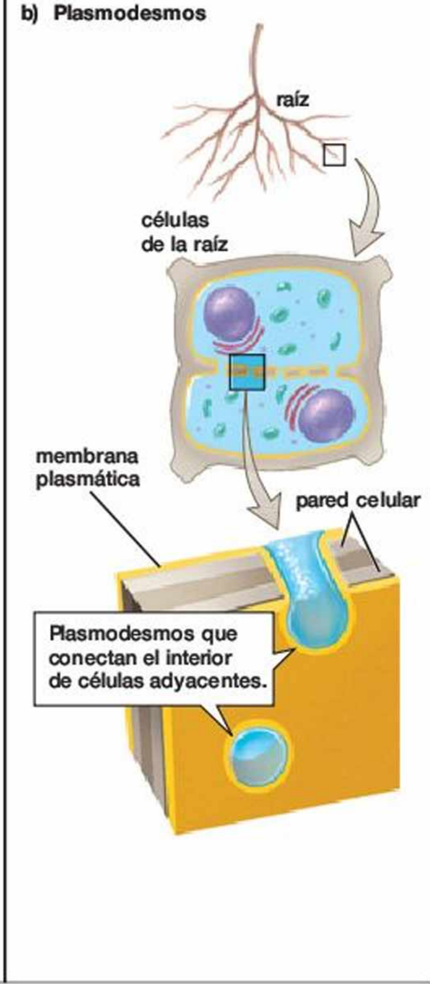


FIGURA 5-19 Estructuras de comunicación celular
a) Las uniones en hendidura o abiertas, como las que hay entre las células del hígado, contienen canales intercelulares que conectan el citosol de células adyacentes. *b)* Las células vegetales se interconectan mediante plasmodesmos, que forman puentes citosólicos a través de las paredes de células adyacentes.

cercanas a 40.5°C (105°F). ¿Cómo logran las membranas celulares mantener su fluidez a estas temperaturas radicalmente diferentes, de manera que las proteínas puedan moverse con libertad dentro de las membranas a los lugares donde son necesarias?

Recordemos que la fluidez de una membrana es una función de las colas de ácido graso de sus fosfolípidos. Los ácidos grasos insaturados mantienen su fluidez a temperaturas más bajas que los saturados. En las patas del caribú, las membranas de las células que están cerca de la helada pezuña abundan en ácidos grasos insaturados y colas flexionadas, mientras que las membranas de las células cercanas al tronco, más tibio, tienen ácidos grasos más saturados y menos colas retorcidas. Esta disposición confiere a las membranas plasmáticas de las patas la fluidez adecuada, pese a las grandes diferencias en temperatura.

A lo largo del libro, nos referiremos muchas veces a los conceptos de estructura de membranas y mecanismos de transporte que presentamos en este capítulo. Comprender la diversidad de los lípidos y proteínas de las membranas es la clave para entender no sólo a la célula aislada, sino también a órganos enteros, que no funcionarían como lo hacen sin las propiedades de las membranas de sus células componentes.



FIGURA 5-20 Caribúes en la congelada tundra de Alaska
La composición lipídica de las membranas celulares en las patas del caribú varía según la distancia al tronco del animal. Los fosfolípidos insaturados predominan en la parte inferior de la pata; en la parte superior hay fosfolípidos más saturados.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO VENENOS NOCIVOS

Los venenos de la serpiente de cascabel y de la araña ermitaña café son complejas mezclas de proteínas venenosas. En cada caso, las proteínas responsables de los síntomas más severos son enzimas. Como veremos en el capítulo 6, las enzimas provocan la ruptura de moléculas biológicas mientras ellas mismas permanecen inalteradas. Las enzimas a menudo reciben su nombre a partir de las moléculas que rompen, añadiendo el sufijo "asa" para identificar la proteína como una enzima. Diversas enzimas tóxicas en los venenos de la serpiente y de la araña son fosfolipasas; el nombre nos indica que son capaces de romper los fosfolípidos. Ahora ya sabes que dentro de las membranas celulares, la porción fluida de la bicapa —que permite que la membrana mantenga los gradientes que son cruciales para la vida— está formada por fosfolípidos. Aunque las fosfolipasas y otras proteínas tóxicas que forman el "brebaje maléfico" de los venenos de la araña y la serpiente difieren entre sí, en ambos casos (como es previsible), el veneno ataca las membranas celulares, provocando que las células se rompan y mueran. La muerte de las células hace que el tejido alrededor de la picadura de la serpiente y de la ermitaña café se destruya (FIGURA 5-21). Las fosfolipasas de estos venenos también atacan las membranas de los glóbulos rojos (que transportan oxígeno por todo el cuerpo), por lo que ambos venenos provocan anemia (condición en la que existe un número inadecuado de glóbulos rojos). La serpiente puede inyectar mayor cantidad de veneno y a mayor profundidad, así que tiene mayor probabilidad de reducir la capacidad de transportar el oxígeno de la sangre, haciendo que la víctima experimente asfixia, como le sucedió a Karl. Ambos venenos rompen las membranas de las células que forman los diminutos vasos sanguíneos, llamados capilares, provocando hemorra-

a)



b)



FIGURA 5-21 Las fosfolipasas en los venenos destruyen las células
a) Picadura de una araña ermitaña café en el antebrazo de una persona. *b)* Picadura de una serpiente de cascabel en un antebrazo. En ambos casos se observa la extensa destrucción de tejido provocada por las fosfolipasas.

gias debajo de la piel alrededor de la picadura y, en casos severos, hemorragias internas.

Karl tuvo suerte de que Mark llevara su teléfono celular. Si hubieran tratado de regresar caminando al auto, el veneno se habría difundido rápidamente por todo el cuerpo de Karl y el retraso habría reducido su probabilidad de sobrevivir. Como habían identificado a la serpiente, el hospital ya los esperaba con el contraveneno o antídoto adecuado. El contraveneno contiene proteínas que se unen a las diversas toxinas del veneno de la serpiente y las neutralizan. Por desgracia, no existe un contraveneno para tratar las picaduras de la ermitaña café, y el tratamiento por lo general consiste en evitar la infección, controlar el dolor y la inflamación, y esperar pacientemente a que la herida sane. Melissa tuvo suerte de que su novio no sintiera náuseas y la ayudara a curar la herida.

Aunque tanto las picaduras de serpiente como las de araña pueden tener serias consecuencias, es importante señalar que sólo una pequeña fracción del gran número de especies de arañas y serpientes que viven en el Continente Americano representa un peligro para el ser humano. La mejor defensa es aprender qué serpientes y arañas venenosas viven en tu localidad y cuáles son sus lugares preferidos para establecer sus guaridas. Si es necesario acudir a esos sitios para realizar ciertas actividades, utiliza ropa que te proteja y siempre fíjate bien dónde te apoyas. Con educación y el cuidado apropiado, los humanos podemos coexistir cómodamente con las arañas y las serpientes, evitar sus picaduras y mantener intactas nuestras membranas celulares.

Piensa en esto Las fosfolipasas y otras enzimas digestivas se encuentran en el tracto digestivo de los animales (incluidos los seres humanos y los animales ponzoñosos), no sólo en el veneno de las serpientes y las arañas. ¿Cómo difiere el papel que desempeñan las fosfolipasas en el veneno de las serpientes y las arañas en comparación con el que desempeñan en las enzimas digestivas de estos animales?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

5.1 ¿Qué relación hay entre la estructura de una membrana celular y su función?

La membrana plasmática tiene tres funciones principales: aísla selectivamente al citoplasma del ambiente exterior; regula el flujo de materiales hacia dentro y fuera de la célula; y permite la comunicación con otras células. La membrana consta de una bicapa de fosfolípidos en la que están incrustadas diversas proteínas. Existen cinco categorías principales de proteínas de membrana: proteínas receptoras, que unen moléculas y desencadenan cambios en el metabolismo celular; proteínas de reconocimiento, que sirven como etiquetas de identificación y sitios de unión; proteínas enzimáticas, que promueven reacciones químicas sin sufrir alteraciones; proteínas de unión, que unen la membrana plasmática con filamentos proteicos en el interior o exterior de las células y unen las células entre sí; y finalmente, las proteínas de transporte, que regulan el desplazamiento de la mayoría de las sustancias solubles en agua a través de la membrana.

Web tutorial 5.1 Estructura de la membrana plasmática y transporte

5.2 ¿Cómo logran las sustancias atravesar las membranas?

La difusión es el movimiento de partículas de regiones de más alta concentración a regiones de más baja concentración. En la difusión simple, agua, gases disueltos y moléculas solubles en lípidos se difunden a través de la bicapa fosfolipídica. En la difusión facilitada, moléculas solubles en agua cruzan la membrana por canales proteicos o con la ayuda de proteínas portadoras. En ambos casos, las moléculas bajan por sus gradientes de concentración, por lo que no se requiere de energía celular.

La ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable, gracias a su gradiente de concentración, de soluciones con una concentración más elevada de agua libre (menor concentración de solutos) a soluciones con una concentración más baja de agua libre (con mayor concentración de solutos). El agua se puede difundir directamente a través de la bicapa fosfolipídica. En muchas células también se desplaza por difusión facilitada a través de los canales de la membrana específicos, llamados acuaporinas.

Varios tipos de transporte requieren energía. En el transporte activo, proteínas portadoras incrustadas en la membrana utilizan energía celular (ATP) para impulsar el movimiento de moléculas a través de la membrana plasmática, por lo regular, en contra de gradientes de concentración. Las moléculas grandes (por ejemplo, las proteínas), partículas de alimento, microorganismos y fluido extracelular se pueden capturar por endocitosis en cualquiera de sus modalidades, ya sea pinocitosis, endocitosis mediada por receptores o fagocitosis. La secreción de sustancias, como las hormonas, y la excreción de desechos de la célula se efectúan por exocitosis.

Web tutorial 5.2 Ósmosis

5.3 ¿Cómo las uniones especializadas permiten a las células establecer conexiones y comunicarse?

Las células se conectan mediante diversos tipos de uniones. Los desmosomas unen firmemente a las células entre sí e impiden la ruptura de los tejidos durante el movimiento o cuando se someten a un esfuerzo. Las uniones estrechas sellan los espacios entre células adyacentes, impidiendo fugas en órganos como la piel o la vejiga urinaria. Las uniones en hendidura en los animales y los plasmodesmos en las plantas interconectan el citosol de células adyacentes.

TÉRMINOS CLAVE

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Describe y elabora un diagrama de la estructura de una membrana plasmática. ¿Cuáles son los dos tipos principales de moléculas en las membranas plasmáticas? ¿Cuáles son las cinco funciones principales de las membranas plasmáticas?
2. ¿Cuáles son las cinco categorías de proteínas que se encuentran comúnmente en las membranas plasmáticas y cuál es la función de cada una?
3. Define el término *difusión*, y compara este proceso con la ósmosis. ¿Cómo ayudan estos dos procesos a que las hojas de una planta se matengan firmes?
4. Define los términos *hipotónico*, *hipertónico* e *isotónico*. ¿Cuál será el destino de una célula animal que se sumerge en cada uno de los tres tipos de solución?
5. Describe los siguientes tipos de procesos de transporte en las células: difusión simple, difusión facilitada, transporte activo, pinocitosis, endocitosis mediada por receptores, fagocitosis y exocitosis.
6. Menciona la proteína que permite la difusión facilitada del agua. ¿Qué experimento demostró la función de esta proteína?
7. Imagina un contenedor con una solución glucosa, dividido en dos compartimientos (A y B) por una membrana permeable al agua y a la glucosa, pero no a la sacarosa. Si se agrega sacarosa al compartimiento A, ¿cómo cambiará el contenido del compartimiento B?
8. Menciona cuatro tipos de uniones intercelulares y explica la función de cada uno. ¿Cuáles de estas uniones funcionan en plantas y cuáles en animales?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Las distintas células tienen membranas plasmáticas ligeramente diferentes. La de un *Paramecium,* por ejemplo, es sólo 1% tan permeable al agua como la de un glóbulo rojo humano. Recordando nuestro análisis de los efectos de la ósmosis sobre los glóbulos rojos y el papel de las vacuolas contráctiles en el *Paramecium,* ¿qué función crees que tenga la baja permeabilidad al agua del *Paramecium?* ¿Es probable que el *Paramecium* tenga acuaporinas en su membrana plasmática? Explica tu respuesta.
2. Conoces ya los mecanismos de transporte activo y pasivo y sus proteínas asociadas; también has estudiado las proteínas receptoras y los gradientes de concentración. Describe cómo una célula hipotética podría utilizar los iones en solución junto con estas proteínas para generar un flujo de iones en respuesta a un estímulo químico.
3. Los glóbulos rojos se hinchan y revientan cuando se colocan en una solución hipotónica como el agua pura. ¿Por qué no nos hinchamos y reventamos cuando nadamos en agua, que es hipotónica con respecto a nuestras células y fluidos corporales?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Davis, K., "'Ghost Bugs' Could Help Cut Pesticide Use". *New Scientist,* 19 de septiembre de 2004. Células bacteriales a las que se les ha retirado el citoplasma podrían utilizarse como contenedores para administrar pesticidas a las plantas.

Kunzig, R., "They Love the Pressure". *Discover*, agosto de 2001. Vivir a profundidades que ejercen una presión de 15,000 libras por pulgada cuadrada requiere de alteraciones en las membranas de los habitantes de las profundidades del mar.

Martindale, D., "The Body Electric". *New Scientist*, 15 de mayo de 2004. Los gradientes eléctricos generados por las células regulan muchos procesos biológicos esenciales, que van de la curación de heridas a algunos hitos en el desarrollo.

Rothman, J. E. y Orci, L., "Budding Vesicles in Living Cells". *Scientific American*, marzo de 1996. Las membranas dentro de las células forman pequeños contenedores llamados vesículas, que transportan materiales en el medio intracelular. Los investigadores están en proceso de descubrir los mecanismos por medio de los cuales se forman estos contenedores.



Flujo de energía en la vida de una célula

Los cuerpos de estos corredores convierten la energía que se almacena como grasa y carbohidratos para obtener energía de movimiento y calor. El golpeteo de sus pasos hace vibrar el piso durante la Maratón de Nueva York.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Energía liberada

6.1 ¿Qué es energía?

Las leyes de la termodinámica describen las propiedades básicas de la energía

Los seres vivos utilizan la energía de la luz solar para crear las condiciones de baja entropía de la vida

6.2 ¿Cómo fluye la energía en las reacciones químicas?

Las reacciones exergónicas liberan energía

Las reacciones endergónicas requieren un aporte neto de energía

Las reacciones acopladas enlazan reacciones exergónicas y endergónicas

6.3 ¿Cómo se transporta la energía celular entre reacciones acopladas?

El ATP es el principal portador de energía en las células

Los portadores de electrones también transportan energía dentro de las células

6.4 ¿Cómo controlan las células sus reacciones metabólicas?

A temperaturas corporales, las reacciones espontáneas son demasiado lentas para sustentar la vida

Los catalizadores reducen la energía de activación

Las enzimas son catalizadores biológicos

Las células regulan el metabolismo al controlar las enzimas

Los venenos, las drogas y el ambiente influyen en la actividad de las enzimas

Enlaces con la vida: La falta de una enzima produce intolerancia a la lactosa

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Energía liberada



ESTUDIO DE CASO ENERGÍA LIBERADA

PIENSA EN UNA MUJER que lucha contra el cáncer; en un conservacionista de la vida silvestre vestido como rinoceronte; en un hombre de 91 años que camina con dificultad; en un bombero vestido con uniforme para honrar a sus compañeros caídos; en un hombre al que le falta una pierna y utiliza muletas, y en un ciego guiado por alguien que sí ve. Todos ellos participaron en una carrera de 42 kilómetros, algo que representó una verdadera odisea para cada competidor y un testimonio colectivo de la perseverancia y resistencia humanas.

Los más de 20,000 participantes en la Maratón de Nueva York gastaron, colectivamente, más de 50 millones de Calorías y recorrieron un total de 837,000 kilómetros, haciendo cimbrar el puente Verrazano Narrows. Una vez que terminó la carrera, hidrataron sus sobrecalentados cuerpos con agua y los reabastecieron con bocadillos ricos en energía. Finalmente, los automóviles, camiones y aviones —al quemar grandes cantidades de combustible y liberar enormes cantidades de calor— llevaron a los corredores de regreso a sus hogares alrededor del mundo.

¿Qué es exactamente la energía? ¿Nuestros cuerpos la utilizan de acuerdo con los mismos principios que rigen el uso de energía en los motores de automóviles y aviones? ¿Por qué nuestros cuerpos generan calor y por qué emitimos más calor cuando hacemos ejercicio, que cuando estamos viendo televisión?

A menudo hablamos de "quemar" Calorías. ¿Cómo se compara el hecho de colocar azúcar al fuego con el conjunto de reacciones que permiten que nuestro cuerpo "queme" el azúcar que ingerimos? En ambos casos, el oxígeno se combina con el azúcar para producir dióxido de carbono, agua y calor. ¿Por qué nuestros cuerpos no se queman cuando metabolizan los alimentos? ¿Cómo captamos energía en moléculas para impulsar el movimiento muscular y una enorme variedad de procesos metabólicos que se realizan dentro de nuestras células? ¿Cómo controlamos el rompimiento de las moléculas ricas en energía para producir energía útil?

6.1 ¿QUÉ ES ENERGÍA?

La **energía** se define simplemente como la capacidad de realizar trabajo. Los científicos definen *trabajo* como una fuerza que actúa sobre un objeto que hace que éste se mueva. Los objetos sobre los cuales actúa la energía no siempre son fáciles de ver o incluso de medir. Es evidente que los maratonistas en nuestro Estudio de caso gastaron energía y movieron objetos —sus pechos palpitaban, sus brazos se agitaban y sus piernas les permitían avanzar. Es menos notorio identificar de dónde proviene la energía, aunque sabemos que se origina en las moléculas almacenadas en los cuerpos de los corredores: azúcares como el glucógeno y grasas. De hecho, la *energía química*, el tema de este capítulo, impulsa toda la vida en la Tierra. Los "objetos" en la energía química son los electrones. Las fuerzas de energía determinan la posición de los electrones en los átomos y sus interacciones con otros átomos que permiten que las moléculas se constituyan y se transformen. Conforme estas posiciones e interacciones entre electrones cambian, se forman las moléculas, o bien, se desintegran, y se almacena o se libera la energía. Las células sintetizan moléculas proteicas especializadas que pueden alargarse o reducirse, haciendo que la célula se mueva. Las células musculares se contraen con intensidad como resultado de las interacciones entre proteínas especializadas, que son impulsadas por energía química que se libera a partir de las moléculas de ATP. Las contracciones sincronizadas de las células musculares mueven los cuerpos de los corredores, quienes, en conjunto, son capaces de hacer cimbrar uno de los puentes más grandes del mundo.

Hay dos tipos de energía: *energía cinética* y *energía potencial*. Ambos, a su vez, existen en muchas formas distintas. La **energía cinética** es la energía de movimiento, e incluye la luz (movimiento de fotones), el calor (movimiento de moléculas), la electricidad (movimiento de partículas con carga eléctrica) y el movimiento de objetos grandes, como el de tus ojos cuando observas esta página y el de los corredores de maratón que se esfuerzan por terminar esa durísima competencia. La **energía potencial**, o energía almacenada, incluye la energía química almacenada en los enlaces que mantienen a los átomos unidos en las moléculas, la energía eléctrica almacenada en una batería y la energía de posición almacenada en un pingüino que se prepara para saltar (**FIGURA 6-1**). En las condiciones adecuadas, la energía cinética se puede transformar en energía potencial, y viceversa. Por ejemplo, un pingüino convierte la energía cinética de movimiento en energía potencial de posición, cuando escala la parte alta del agua congelada. Cuando se lanza al agua, la energía potencial se convirtió otra vez en energía cinética. Durante tal proceso, la energía potencial almacenada en los enlaces químicos de las moléculas en el cuerpo del pingüino se transforma en energía cinética de movimiento.

Para entender el flujo y el cambio de energía, necesitamos saber más acerca de las propiedades y el "comportamiento" de la energía, que se describen en las *leyes de la termodinámica*.

Las leyes de la termodinámica describen las propiedades básicas de la energía

Las **leyes de la termodinámica** describen la magnitud (la cantidad total) y la calidad ("utilidad") de la energía. La **primera ley de la termodinámica** establece que la energía no puede crearse ni destruirse mediante procesos ordinarios (aparte de las reacciones nucleares). Sin embargo, la energía sí puede cambiar de forma (por ejemplo, de energía química a energía térmica o de movimiento). Si tienes un *sistema cerrado*, donde no puedan entrar ni salir energía o materia, y si puedes medir la energía en todas sus formas tanto antes como después de que ocurra un proceso específico, encontrarías que la energía total antes y después del proceso se mantiene sin cambio. Por lo tanto, la primera ley también se conoce como *ley de conservación de la energía*.



FIGURA 6-1 De energía potencial a energía cinética
Al posarse en la parte superior de un témpano de hielo, el cuerpo del pingüino tiene energía potencial porque el hielo está mucho más arriba que el mar. Cuando se lanza al agua, la energía potencial se convierte en la energía cinética del movimiento del cuerpo del pingüino. Por último, parte de esa energía cinética se transfiere al agua, la cual salpica y forma ondas.

Para ilustrar la primera ley, considera un automóvil. Antes de que enciendas el motor, toda la energía del auto es energía potencial que está almacenada en los enlaces químicos de la gasolina. Cuando conduces, cerca del 25% de esta energía potencial se convierte en energía cinética de movimimento. No obstante, de acuerdo con la primera ley de la termodinámica, la energía no se crea ni se destruye. Entonces, ¿dónde queda la energía "perdida"? La gasolina quemada no sólo mueve el vehículo, sino que también calienta el motor, el sistema de escape y el aire que rodea el automóvil. La fricción de las llantas sobre el pavimento calienta ligeramente este último. De manera que, como señala la primera ley, no se pierde energía. La cantidad total de energía no cambia, aunque su forma sí haya cambiado. Asimismo, un corredor está convirtiendo la energía potencial química almacenada en las moléculas de los alimentos que ingirió, en la misma cantidad total de energía cinética de movimiento más calor.

La **segunda ley de la termodinámica** establece que, cuando la energía se convierte de una forma a otra, disminuye la cantidad de energía útil. Dicho de otro modo, la segunda ley dice que todas las reacciones o cambios físicos convierten la energía de formas más útiles a formas menos útiles. De nuevo,

piensa en los ejemplos que acabamos de revisar. El 75% de la energía almacenada en la gasolina que no se consumió en mover el automóvil se convirtió en energía térmica (**FIGURA 6-2**). El calor es una forma de energía menos útil porque tan sólo incrementa el movimiento aleatorio de las moléculas en el auto, la carretera y el aire.

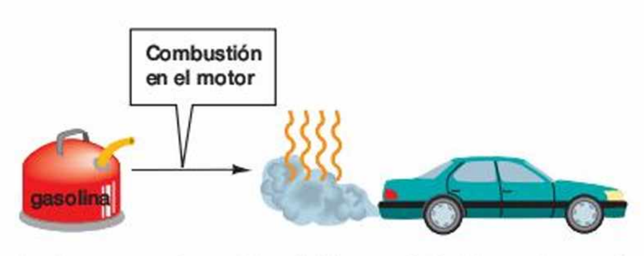


FIGURA 6-2 Las conversiones de energía dan como resultado una pérdida de energía útil

De la misma manera, la energía térmica que los corredores liberan al aire cuando "queman" alimentos en sus cuerpos no se aprovecha para correr más rápidamente ni más lejos. Así, la segunda ley nos indica que ningún proceso de conversión de energía, ni siquiera los que se efectúan en el cuerpo, es 100% eficiente en el empleo de energía para obtener un resultado específico.

La segunda ley de la termodinámica también nos dice algo acerca de la organización de la materia. La energía útil suele almacenarse como materia muy ordenada, y siempre que la energía se usa dentro de un sistema cerrado, hay un incremento general en la aleatoriedad y en el desorden de la materia. Todos experimentamos esto en nuestras casas. Sin esfuerzos claros y organizados que demanden energía, se acumulan los platos sucios; los libros, los diarios y la ropa se amontonan desordenadamente en el piso; y las mantas de la cama permanecen revueltas.

En el caso de la energía química los ocho átomos de carbono de una sola molécula de gasolina tienen una ordenación mucho más regular, que los átomos de carbono de las ocho moléculas individuales de dióxido de carbono que se mueven aleatoriamente y las nueve moléculas de agua que se forman al quemarse la gasolina. Lo mismo sucede con las moléculas de glucógeno almacenadas en los músculos de un corredor, que se convierten de cadenas de moléculas de azúcar altamente organizadas en dióxido de carbono y agua más simples cuando son utilizadas por los músculos. Esta tendencia hacia una pérdida de complejidad, orden y energía útil, así como hacia un aumento en la aleatoriedad, el desorden y la energía menos útil, se denomina **entropía**. Para contrarrestar ésta se requiere que la energía ingrese a un sistema desde una fuente externa.

Cuando el célebre científico de Yale George Evelyn Hutchinson dijo: "El desorden se extiende por el Universo, y la vida es lo único que lucha contra él", estaba haciendo una elocuente referencia a la entropía y a la segunda ley de la termodinámica. Por desgracia, la Tierra no constituye un sistema cerrado, de manera que la vida como la conocemos depende de una constante infusión de energía proveniente de una fuente que se encuentra a 150 millones de kilómetros de distancia.

Los seres vivos utilizan la energía de la luz solar para crear las condiciones de baja entropía de la vida

Si pensamos en la segunda ley de la termodinámica, nos preguntamos cómo es que después de todo la vida puede existir. Si todas las reacciones químicas, incluso las que se efectúan dentro de las células vivas, hacen que aumente la cantidad de energía inutilizable, y si la materia tiende hacia mayor aleatoriedad y desorden, ¿cómo pueden los organismos acumular la energía utilizable y las moléculas tan ordenadas que caracterizan a los seres vivos? La respuesta es que las reacciones nucleares que se efectúan en el Sol producen energía en forma de luz solar, que es un proceso que también ocasiona enormes incrementos en la entropía como calor. En la Tierra los seres vivos utilizan un suministro continuo de energía solar para sintetizar moléculas complejas y mantener estructuras ordenadas: para "luchar contra el desorden". Los sistemas altamente organizados, bajos en entropía, que caracterizan la vida no violan la segunda ley de la termodinámica, ya que se logran mediante un flujo continuo de energía utilizable del Sol. Las reacciones solares que proveen la energía utilizable aquí en la Tierra causan una considerable pérdida de tal energía proveniente del Sol, el cual a final de cuentas se extinguirá. Puesto que la energía solar que permite la vida en la Tierra tiene un enorme incremento neto en la entropía solar, la vida no viola la segunda ley de la termodinámica.

6.2 ¿CÓMO FLUYE LA ENERGÍA EN LAS REACCIONES QUÍMICAS?

Una **reacción química** es un proceso que forma o rompe enlaces químicos que mantienen unidos a los átomos. Las reacciones químicas convierten un conjunto de sustancias químicas, los **reactivos**, en otro conjunto, los **productos**. Todas las reacciones químicas requieren un suministro (neto) general de energía, o bien, producen una liberación neta de ella. Una reacción es **exergónica** (en griego "energía que sale", con el prefijo "exo—" que significa "afuera") si libera energía; es decir, si los reactivos contienen más energía que los productos. Las reacciones exergónicas emiten algo de su energía en forma de calor.

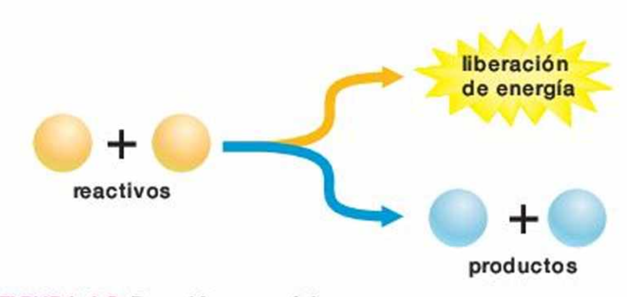


FIGURA 6-3 Reacción exergónica

En cambio, una reacción es **endergónica** (en griego "energía que entra", con el prefijo "endo—" que significa "adentro") si requiere una entrada neta de energía, es decir, si los productos contienen más energía que los reactivos. De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, las reacciones endergónicas requieren un aporte neto de energía de alguna fuente externa (**FIGURA 6-4**).

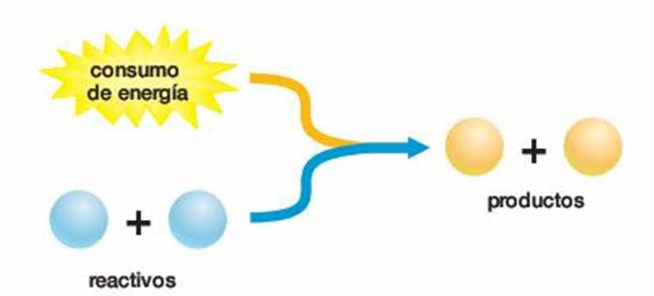


FIGURA 6-4 **Reacción endergónica**

Veamos dos procesos que ilustren ambos tipos de reacciones: la combustión de azúcar y la fotosíntesis.

Las reacciones exergónicas liberan energía

En una reacción exergónica, los reactivos contienen más energía que los productos. El azúcar, que los cuerpos de los corredores utilizan como combustible, contiene más energía, que el dióxido de carbono y el agua que se producen cuando ese azúcar se descompone. La energía extra se libera como movimiento muscular y calor. El azúcar también puede arder, como todo cocinero sabe. Cuando el azúcar (por ejemplo, la glucosa) se quema con una flama, experimenta las mismas reacciones básicas que cuando se quema en el cuerpo del corredor: el azúcar ($C_6H_{12}O_6$) se combina con oxígeno (O_2) para producir dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O), liberando energía como se muestra a continuación (**FIGURA 6-5**).

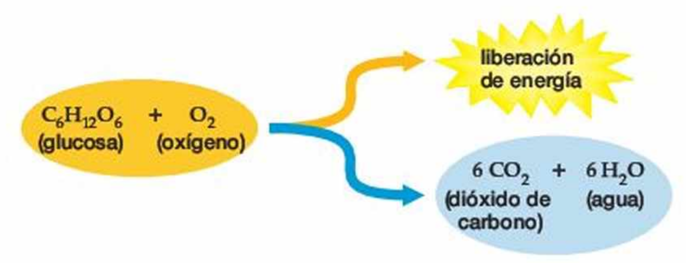


FIGURA 6-5 **Combustión de glucosa**

Puesto que las moléculas de azúcar contienen mucho más energía que las moléculas de dióxido de carbono y agua, la reacción libera energía. Una vez encendida, el azúcar seguirá ardiendo de manera espontánea. Podría ser útil pensar que las reacciones exergónicas proceden "cuesta abajo", de alta energía a baja energía, como se muestra en la **FIGURA 6-6**.

Para iniciar todas las reacciones químicas requieren energía de activación

Aunque en general la combustión de azúcar libera energía, una cucharada de azúcar no arde por sí sola. Esta observación nos lleva a un importante concepto: todas las reacciones químicas, incluso aquellas que pueden continuar espontáneamente requieren un aporte inicial de energía para ponerse en marcha. Piensa en una roca que está en la cima de una colina. Permanecerá ahí de manera indefinida hasta que algo le dé el empujón para que comience a rodar cuesta abajo. En las reacciones químicas, este aporte inicial de energía o "empujón" se denomina **energía de activación** (figura 6-6). Las reacciones químicas requieren energía de activación para ponerse en marcha, ya que una capa de electrones con carga negativa rodea todos los átomos y las moléculas. Para que dos moléculas reaccionen entre sí, es preciso juntar sus capas de electrones, a pesar de su mutua repulsión eléctrica. Forzar a las capas de electrones a que se junten requiere energía de activación.

La fuente más común de energía de activación es la energía cinética de las moléculas en movimiento. Si las moléculas se mueven con suficiente rapidez, chocarán con la fuerza necesaria para hacer que sus capas de electrones se unan y reaccionen. Puesto que las moléculas se mueven con mayor rapidez conforme se incrementa la temperatura, casi todas las reacciones químicas se efectúan más fácilmente a temperaturas altas. El calor inicial proporcionado por una flama que enciende el azúcar permite que se pongan en marcha tales reacciones. Entonces, la combinación del azúcar con el oxígeno libera suficiente calor para mantener la reacción y ésta continúa de forma espontánea. Pensemos ahora en cómo encendemos un cerillo. ¿De dónde proviene el calor que inicia esa reacción? ¿Qué tan adecuada es la energía de activación generada en el cuerpo para hacer que el azúcar se "encienda"? Ten en cuenta esta pregunta; encontrarás la respuesta un poco más adelante en este capítulo.



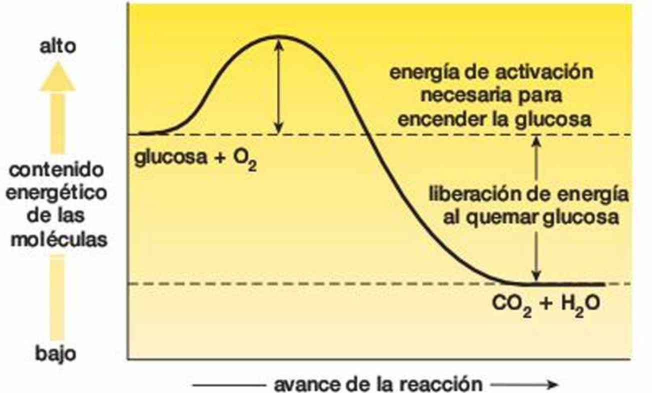


FIGURA 6-6 **Relaciones energéticas en las reacciones exergónicas** Una reacción exergónica ("cuesta abajo"), como la "combustión" del azúcar, procede de reactivos de alta energía (aquí, glucosa y O_2) hacia productos de baja energía (CO_2 y H_2O). La diferencia de energía entre los enlaces químicos de los reactivos y de los productos se libera en forma de calor. Sin embargo, para iniciar la reacción se requiere un aporte inicial de energía, la energía de activación. **PREGUNTA: Además de calor y luz solar, ¿cuáles son algunas otras fuentes potenciales de energía de activación?**

Las reacciones endergónicas requieren un aporte neto de energía

A diferencia de lo que sucede cuando se "quema" azúcar o un cerillo, muchas reacciones de los sistemas vivos dan como resultado productos que contienen más energía que los reactivos. El azúcar, que se produce en los organismos fotosintéticos como las plantas, contiene mucho más energía que el dióxido de carbono y el agua a partir de los cuales se forma. Las proteínas de una célula muscular contienen más energía que los aminoácidos individuales que se unieron para sintetizarla. En otras palabras, la síntesis de moléculas biológicas complejas requiere un aporte de energía. Como veremos en el siguiente capítulo, la fotosíntesis en las plantas verdes toma agua y dióxido de carbono de baja energía y, a partir de ellos, produce oxígeno y azúcar de alta energía (**FIGURA 6-7**).

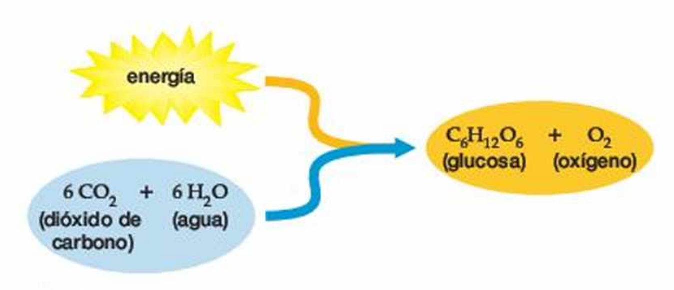


FIGURA 6-7 Fotosíntesis

Las reacciones endergónicas no son espontáneas; podríamos llamarlas reacciones "cuesta arriba" porque los reactivos contienen menos energía que los productos. Ir de baja a alta energías es como cuando empujamos una piedra hasta la cima de la colina. Las reacciones generales de la fotosíntesis son endergónicas, pues requieren un aporte neto de energía, que los organismos fotosintéticos (como las plantas, algunos protistas y algunas bacterias) obtienen de la luz solar. Pero, ¿de dónde obtenemos la energía para sintetizar proteína muscular y otras moléculas biológicas complejas?

Las reacciones acopladas enlazan reacciones endergónicas y exergónicas

Como las reacciones endergónicas requieren un aporte neto de energía, obtienen esa energía de reacciones exergónicas que liberan energía. En una **reacción acoplada**, una reacción exergónica proporciona la energía necesaria para que se efectúe una reacción endergónica. Cuando conducimos un automóvil, la reacción exergónica de la combustión de la gasolina proporciona la energía para la reacción endergónica de poner en movimiento un automóvil estacionado y mantenerlo así; en el proceso, se pierde una gran cantidad de energía en forma de calor. La fotosíntesis es otra reacción acoplada. En ella, la reacción exergónica se efectúa en el Sol, y la endergónica, en la planta. La mayoría de la energía liberada por el Sol se pierde como calor, de manera que sigue siendo válida la segunda ley de la termodinámica: disminuye la energía neta utilizable (en este caso, en el Sistema Solar) y aumenta la entropía.

En esencia, todos los organismos dependen de la energía solar, la cual puede captarse directamente a través de la fotosíntesis, u obtenerse de la descomposición de moléculas de alta energía que se derivan de los cuerpos de otros organismos. A final de cuentas en estas moléculas la energía también proviene de la fotosíntesis. Dentro de sus cuerpos los organismos vivos utilizan continuamente la energía producida por reacciones exergónicas (como la descomposición química de azúcares) para impulsar reacciones endergónicas indispensables (como la actividad cerebral, la contracción muscular y otros tipos de movimiento) o para sintetizar moléculas complejas. Como algo de energía se pierde como calor cada vez que se transforma, la energía proporcionada por las reacciones exergónicas debe exceder a la necesaria para impulsar las reacciones endergónicas. Las partes exergónica y endergónica de las reacciones acopladas a menudo se efectúan en diferentes lugares dentro de la célula, por lo que también se requiere alguna forma de transferir la energía: de la reacción exergónica que libera energía a la reacción endergónica que la consume. En las reacciones acopladas que se llevan a cabo dentro de las células, por lo regular, la energía se transfiere de un lugar a otro mediante moléculas *portadoras de energía*, como el ATP.

6.3 ¿CÓMO SE TRANSPORTA ENERGÍA CELULAR ENTRE REACCIONES ACOPLADAS?

Como vimos, las células acoplan reacciones de manera que la energía liberada por las reacciones exergónicas se utilice para impulsar reacciones endergónicas. En el caso de un corredor, la descomposición de un azúcar (glucosa) libera energía; esta liberación de energía se acopla a reacciones que consumen energía y hace que los músculos se contraigan. Sin embargo, la glucosa no se puede utilizar directamente para contraer músculos. En vez de ello, la energía de la glucosa se debe transferir a una **molécula portadora de energía**, que proporciona al músculo la energía para contraerse. Los portadores de energía funcionan un poco como las baterías recargables: obtienen una carga de energía en una reacción exergónica, se desplazan a otro lugar de la célula y liberan la energía para impulsar una reacción endergónica. Puesto que las moléculas portadoras de energía son inestables, se usan sólo para transferir energía temporalmente dentro de las células; no se utilizan para transportar energía de una célula a otra, ni para almacenar energía a largo plazo. Los músculos almacenan energía en forma de glucógeno, que es una molécula de carbohidrato estable que consiste en cadenas de moléculas de glucosa, como se describió en el capítulo 3. Cuando se necesita energía, como al inicio de la maratón, ciertas enzimas descomponen el glucógeno del cuerpo, primero a glucosa, y luego a dióxido de carbono y agua. La energía se capta y se transfiere a las moléculas proteicas del músculo mediante el ATP.

El ATP es el principal portador de energía en las células

Varias reacciones exergónicas de las células producen **trifosfato de adenosina** (ATP, por *adenosine triphosphate*), que es la molécula portadora de energía más común entre las células.

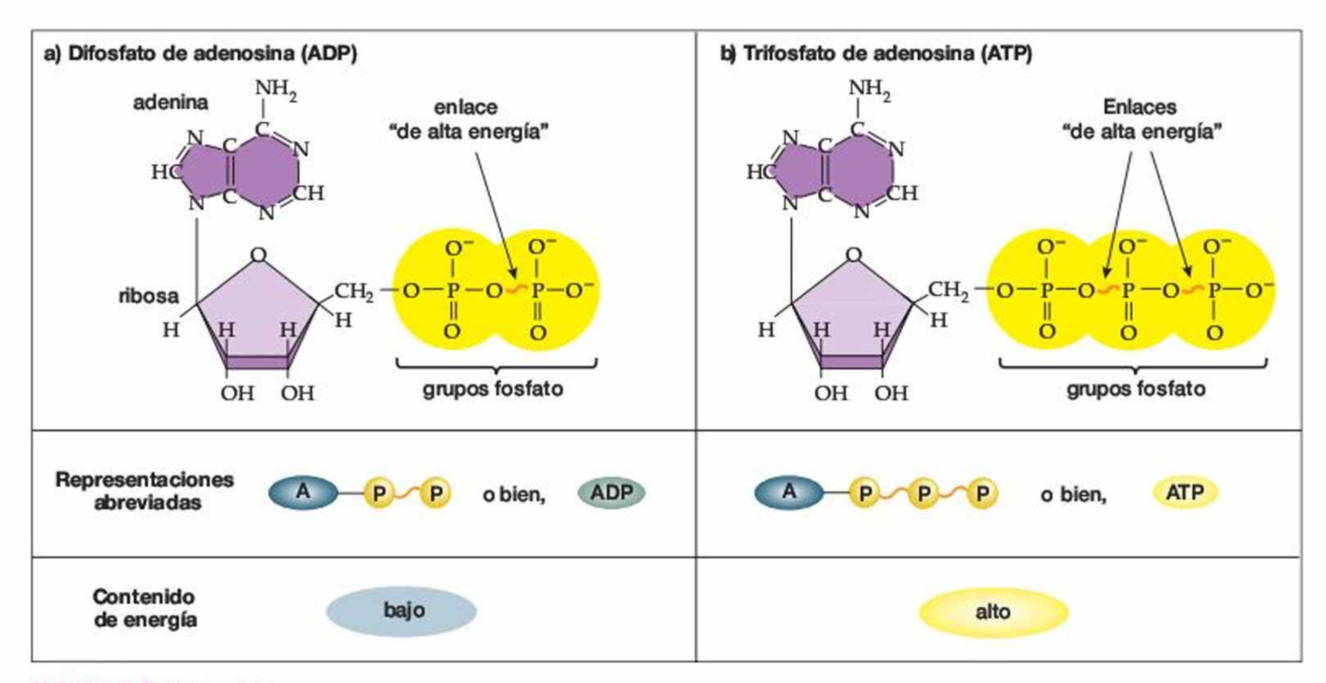


FIGURA 6-8 ADP y ATP
Un grupo fosfato se añade a *a)* ADP (difosfato de adenosina) para formar *b)* ATP (trifosfato de adenosina). En la mayoría de los casos, sólo el último grupo fosfato y su enlace de alta energía se utilizan para transportar energía y transferirla a reacciones endergónicas dentro de la célula. **PREGUNTA: ¿Por qué la conversión de ATP en ADP libera energía por trabajo celular?**

Al proporcionar energía a una amplia gama de reacciones endergónicas, el ATP actúa como "moneda corriente" para la transferencia de energía, por lo que en ocasiones se le llama la "moneda energética" de las células. Como vimos en el capítulo 3, el ATP es un nucleótido formado por la base nitrogenada adenina, el azúcar ribosa y tres grupos fosfato (FIGURA 6-8).

La energía liberada en las células por la descomposición de glucosa se utiliza para sintetizar ATP a partir de **difosfato de adenosina (ADP)** y fosfato (FIGURA 6-9).

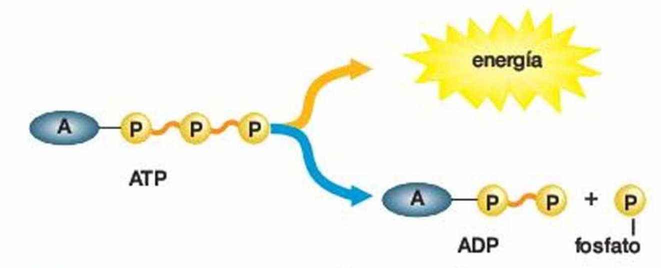


FIGURA 6-10 Descomposición de ATP: se libera energía

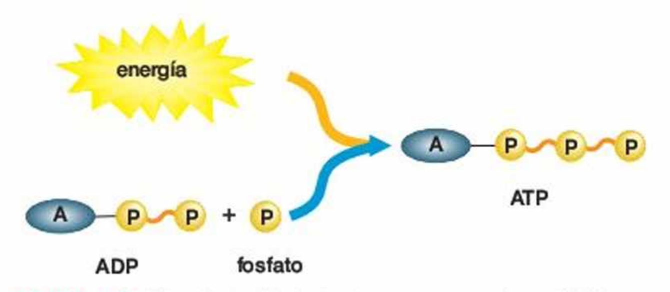


FIGURA 6-9 Síntesis de ATP: Se almacena energía en ATP

El ATP almacena esta energía dentro de sus enlaces químicos y la transporta a lugares donde se efectúan reacciones que requieren energía, como la síntesis de proteínas o la contracción muscular. Ahí, el ATP se descompone en ADP y fosfato (FIGURA 6-10).

Durante estas transferencias de energía, algo de calor se desprende en cada etapa y hay una pérdida total de energía utilizable (FIGURA 6-11). Los animales de sangre caliente utilizan el calor generado como un subproducto de cada transformación química para mantener alta la temperatura de su cuerpo. Al acelerar las reacciones bioquímicas, esta temperatura corporal elevada permite a los animales moverse y responder más rápidamente a los estímulos que si las temperaturas de sus cuerpos fueran menores.

El ATP es idóneo para transportar energía dentro de las células. La formación de los enlaces que unen los dos últimos grupos fosfato de ATP al resto de la molécula (en ocasiones llamados *enlaces de alta energía*) requiere una gran cantidad de energía, así que es posible captar mucha energía de reacciones exergónicas sintetizando moléculas de ATP. Además, el ATP es inestable; libera con facilidad su energía en presencia de las enzimas adecuadas. En casi todas las circunstancias,

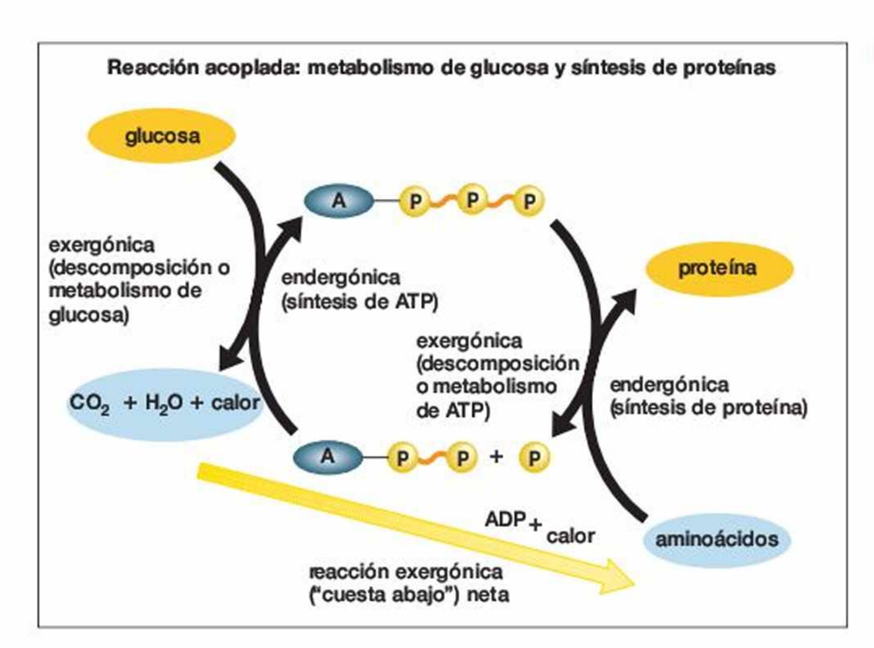


FIGURA 6-11 Reacciones acopladas dentro de células vivientes
Reacciones exergónicas (como el metabolismo de la glucosa) impulsan la reacción endergónica que sintetiza ATP a partir de ADP. La molécula de ATP lleva su energía química a una parte de la célula donde la energía de descomposición de ATP es necesaria para impulsar una reacción endergónica fundamental (como la síntesis de proteínas). El ADP y el fosfato se reciclan a las reacciones exergónicas, y se convertirán de nuevo en ATP. La reacción total es exergónica o "cuesta abajo": la reacción exergónica produce más energía que la necesaria para impulsar la reacción endergónica.

sólo el enlace que une al último grupo fosfato (el que une fosfato a ADP para formar ATP) lleva energía de reacciones exergónicas a endergónicas.

El tiempo de vida de una molécula de ATP en una célula viviente es muy corto, porque este portador de energía continuamente se forma, se descompone en ADP y fosfato, y se vuelve a sintetizar. Si fuera posible captar todas las moléculas de ATP que utiliza una persona que pasa el día sentada ante un escritorio (en vez de reciclarlas), ¡pesarían 40 kg! Un maratonista podría reciclar el equivalente a medio kilogramo de ATP por minuto. (El ADP se debe convertir rápidamente otra vez en ATP, o la carrera sería muy breve). Es evidente que el ATP *no* es una molécula para almacenar energía a largo plazo. Moléculas más estables, como glucógeno o grasa, almacenan energía durante horas, días o (en el caso de la grasa) incluso años.

Los portadores de electrones también transportan energía dentro de las células

Además del ATP, otras moléculas portadoras pueden transportar energía dentro de las células. En algunas reacciones exergónicas, como el metabolismo de la glucosa y la etapa de captación de luz de la fotosíntesis, parte de la energía se transfiere a electrones. Estos electrones energéticos (en algunos casos, junto con átomos de hidrógeno) son captados por **portadores de electrones** (FIGURA 6-12). Entre los portadores de electrones más comunes están el *dinucleótido de nicotinamida y adenina* (NAD^+) y su pariente el *dinucleótido de flavina y adenina* (FAD). Luego los portadores de electrones cargados donan los electrones, junto con su energía, a otras moléculas. Veremos más acerca de los portadores de electrones y su papel en el metabolismo celular en los capítulos 7 y 8.

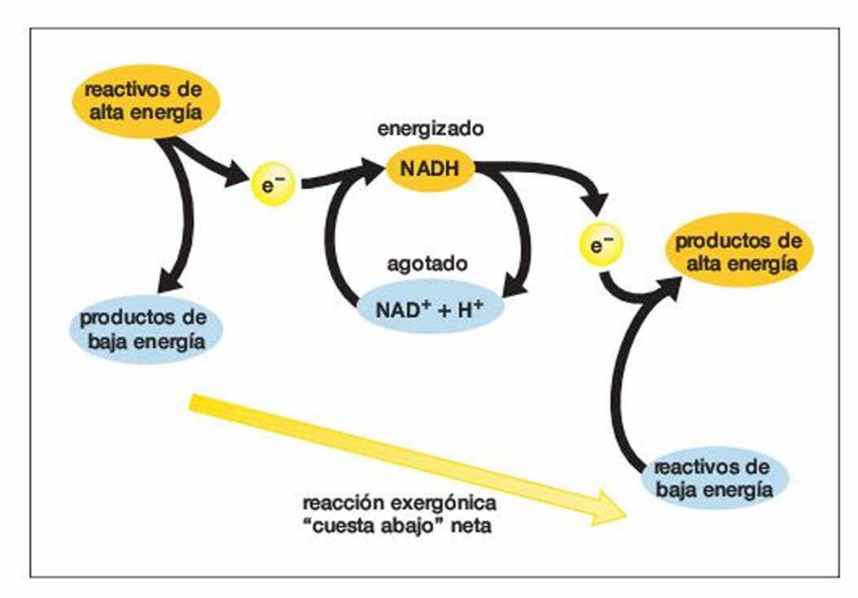
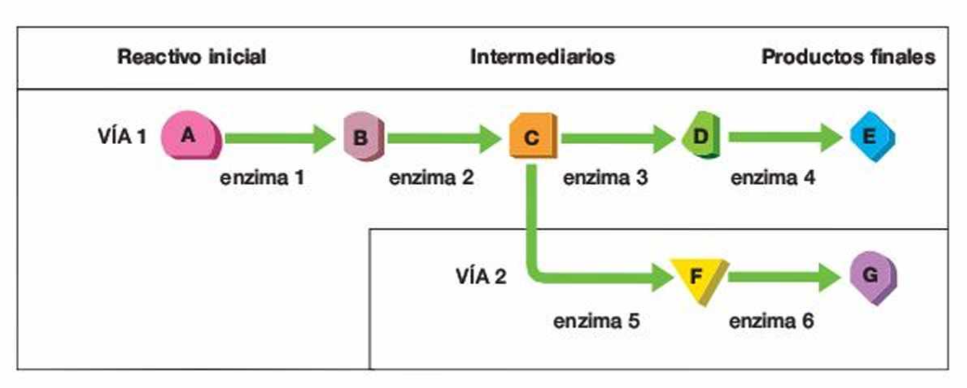


FIGURA 6-12 Portadores de electrones
Moléculas portadoras de electrones de baja energía como el NAD^+ captan electrones generados por reacciones exergónicas y los retienen en capas de electrones externas de alta energía. Es común que de manera simultánea se capten iones hidrógeno. Luego, el electrón se transfiere, con la mayoría de su energía, a otra molécula para impulsar una reacción endergónica, como la síntesis de ATP.

FIGURA 6-13 Perspectiva simplificada de las vías metabólicas
La molécula de reactivo original, A, sufre una serie de reacciones, cada una catalizada por una enzima específica. El producto de cada reacción sirve como reactivo para la siguiente reacción de la vía. Las vías metabólicas suelen estar interconectadas, de manera que el producto de un paso en una vía podría servir como reactivo de la siguiente reacción en esa vía o para una reacción en otra vía.



6.4 ¿CÓMO CONTROLAN LAS CÉLULAS SUS REACCIONES METABÓLICAS?

Las células son fábricas químicas en miniatura increíblemente complejas. El **metabolismo** de una célula es el total de sus reacciones químicas. Muchas de estas reacciones se encadenan en sucesiones llamadas **vías metabólicas** (**FIGURA 6-13**). En éstas se sintetizan y se descomponen las moléculas. La fotosíntesis (capítulo 7) es una de esas vías que resulta en la síntesis de moléculas de alta energía, incluyendo la glucosa. La vía metabólica de la glucólisis inicia la digestión de la glucosa (capítulo 8). Diferentes vías metabólicas podrían utilizar las mismas moléculas; por ello, todas las reacciones metabólicas de una célula están interconectadas directa o indirectamente.

Las reacciones químicas en las células se rigen por las mismas leyes de la termodinámica que controlan otras reacciones. ¿Cómo surgen entonces las vías metabólicas ordenadas? La bioquímica de las células está bien afinada en tres sentidos:

- Las células acoplan reacciones impulsando reacciones endergónicas que requieren energía con la energía liberada por reacciones exergónicas.
- Las células sintetizan moléculas portadoras de energía que captan energía de reacciones exergónicas y la transportan a reacciones endergónicas.
- Las células regulan las reacciones químicas utilizando proteínas llamadas *enzimas*, las cuales son catalizadores biológicos que ayudan a reducir la energía de activación.

A temperaturas corporales, las reacciones espontáneas son demasiado lentas para sustentar la vida

En general, la rapidez con que se lleva a cabo una reacción depende de su energía de activación, es decir, de qué tanta energía se necesite para iniciar la reacción (véase la figura 6-6). Las reacciones con energía de activación baja pueden efectuarse con rapidez a las temperaturas corporales; en tanto que las que tienen energía de activación alta, como la combinación de gasolina con oxígeno, prácticamente no se efectúan a temperaturas similares. Casi todas las reacciones pueden acelerarse elevando la temperatura, aumentando así la rapidez de las moléculas.

La reacción de azúcar con oxígeno para producir dióxido de carbono y agua es exergónica; pero tiene una alta energía de activación. El calor de la flama de un cerillo puede poner en marcha moléculas de azúcar y de oxígeno, que se mueven y chocan con la violencia suficiente como para hacer que reaccionen. Después, la energía liberada de esta reacción exergónica es suficiente para provocar que más moléculas de azúcar se combinen con oxígeno y el azúcar se "quema" en forma espontánea. A las temperaturas que prevalecen en los organismos vivos, el azúcar y muchas otras moléculas energéticas casi nunca se descompondrían espontáneamente para ceder su energía. Sin embargo, las enzimas, que son catalizadores biológicos producidos por las células, hacen posible que los azúcares sean una fuente de energía importante para la vida en la Tierra. Veamos cómo las enzimas y otros catalizadores no biológicos fomentan las reacciones químicas.

Los catalizadores reducen la energía de activación

Los **catalizadores** son moléculas que aceleran una reacción sin consumirse ni alterarse de forma permanente. Los catalizadores aceleran una reacción al reducir su energía de activación (**FIGURA 6-14**). Como ejemplo de acción catalítica, consideremos los convertidores catalíticos de los sistemas de escape de los automóviles. Cuando la gasolina se quema totalmente, los productos finales son dióxido de carbono y agua:

$$2\ C_8H_{18} + 25\ O_2 \rightarrow 16\ CO_2 + 18\ H_2O + \text{energía}$$
(octano)

Sin embargo, defectos del proceso de combustión generan otras sustancias, como el monóxido de carbono (CO) que es venenoso. El monóxido de carbono reacciona espontánea, pero lentamente, con el oxígeno del aire para formar dióxido de carbono:

$$2\ CO + O_2 \rightarrow 2\ CO_2 + \text{energía}$$

En el tránsito vehicular intenso, la reacción espontánea del CO con O_2 no puede mantener el ritmo de la enorme cantidad de CO que se emite, y se acumulan niveles peligrosos de monóxido de carbono. Es aquí donde entra el convertidor catalítico. Los catalizadores de platino del convertidor brindan una superficie especializada sobre la cual se combinan más rápidamente el oxígeno y el CO, acelerando así la conversión de CO a CO_2 y reduciendo la contaminación del aire.

Todos los catalizadores poseen tres características relevantes:

- Los catalizadores aceleran las reacciones.
- Los catalizadores sólo pueden acelerar aquellas reacciones que de todos modos serían espontáneas, si puede superarse la energía de activación.
- Los catalizadores no se consumen ni cambian permanentemente en las reacciones que promueven.

Las enzimas son catalizadores biológicos

Las **enzimas** son catalizadores biológicos compuestos primordialmente por proteínas y sintetizados por organismos vivos. Para funcionar algunas enzimas requieren pequeñas moléculas orgánicas de apoyo no proteicas llamadas **coenzimas**. Muchas vitaminas hidrosolubles (como las vitaminas del complejo B)

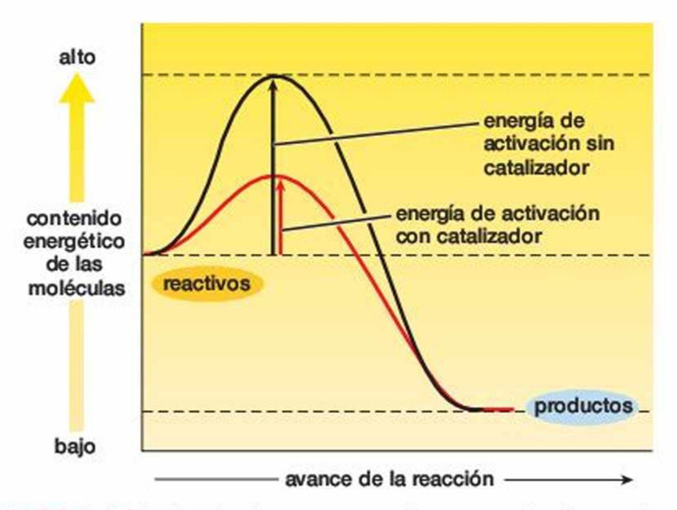


FIGURA 6-14 Catalizadores como enzimas que disminuyen la energía de activación
Una energía de activación alta (curva negra) significa que las moléculas de los reactivos deben chocar con gran fuerza para reaccionar. Los catalizadores reducen la energía de activación de una reacción (curva roja), de manera que una proporción mucho más alta de las moléculas se mueve con la rapidez necesaria para reaccionar al chocar. Por lo tanto, la reacción se lleva a cabo con mucha mayor rapidez. Las enzimas son catalizadores proteicos para reacciones biológicas. **PREGUNTA: ¿Los catalizadores pueden hacer que una reacción no espontánea ocurra espontáneamente?**

son esenciales para los seres humanos porque el cuerpo las utiliza para sintetizar coenzimas.

Las enzimas, que pueden catalizar varios millones de reacciones por segundo, utilizan sus estructuras químicas precisas para orientar, distorsionar y reconfigurar otras moléculas, mientras ellas mismas permanecen inalteradas. Además de las características de catalizadores recién descritas, las enzimas tienen dos atributos adicionales que las diferencian de los catalizadores no biológicos:

- Las enzimas suelen ser muy específicas y catalizan, cuando mucho, unos cuantos tipos de reacciones químicas. Casi siempre, una enzima cataliza un solo tipo de reacción, en la que intervienen moléculas específicas, pero que no afecta a otras moléculas similares.
- En muchos casos, la actividad enzimática está regulada (es decir, se intensifica o se suprime) por retroalimentación negativa que controla la rapidez a la que las enzimas sintetizan o descomponen moléculas biológicas.

La estructura de las enzimas les permite catalizar reacciones específicas

La función enzimática está íntimamente relacionada con la estructura de la enzima. Cada enzima tiene una "bolsa", llamada **sitio activo**, donde pueden entrar una o más moléculas de los reactivos, llamadas **sustratos**. Como seguramente recordarás del capítulo 3, las proteínas tienen formas tridimensionales complejas. Su estructura primaria está determinada por el orden preciso en el que los aminoácidos están unidos entre sí. Luego, la cadena de aminoácidos se pliega sobre sí misma en una configuración (a menudo como una hélice o una hoja plegada) llamada estructura secundaria. Así, la proteína adquiere las vueltas y dobleces adicionales de una estructura terciaria. En las proteínas con función de enzimas, el orden de los aminoácidos y la forma precisa en la que están doblados crea una forma distintiva y una distribución de las cargas eléctricas que son complementarias al sustrato sobre el que actúa la enzima. Algunas enzimas adquieren una estructura proteica cuaternaria, uniendo las cadenas de aminoácidos para crear la forma y el arreglo de cargas necesarios dentro del sitio activo.

Como la enzima y su sustrato deben embonar adecuadamente, sólo ciertas moléculas pueden entrar en el sitio activo. Tomemos la enzima *amilasa* como ejemplo. Ésta descompone las moléculas de almidón mediante hidrólisis; pero deja intactas las moléculas de celulosa, aunque ambas sustancias consisten en cadenas de glucosa. En la celulosa, un patrón diferente de enlace entre las moléculas de glucosa evita que éstas se acoplen en el sitio activo de la enzima. Si masticas una galleta salada el tiempo suficiente, notarás un sabor dulce provocado por la liberación de moléculas de azúcar del almidón en la galleta gracias a la amilasa de tu saliva. La *pepsina*, una enzima presente en el estómago, selecciona las proteínas y las ataca desde muchos puntos a lo largo de sus cadenas de aminoácidos. Otras proteínas digestivas (por ejemplo, la *tripsina*) romperán sólo los enlaces entre aminoácidos específicos. El aparato digestivo produce varias enzimas diferentes que trabajan en conjunto para descomponer por completo las proteínas de la dieta en sus aminoácidos individuales.

¿Cómo catalizan las enzimas una reacción? Primero, tanto la forma como la carga del sitio activo obligan a los sustratos a entrar en la enzima con una orientación específica (**FIGURA 6-15**, paso ①). Segundo, cuando los sustratos entran en el sitio activo, tanto el sustrato como el sitio activo cambian de forma (paso ②). Ciertos aminoácidos dentro del sitio activo de la enzima pueden unirse temporalmente a átomos de los sustratos, o interacciones eléctricas entre los aminoácidos del sitio activo y los sustratos pueden distorsionar los enlaces químicos

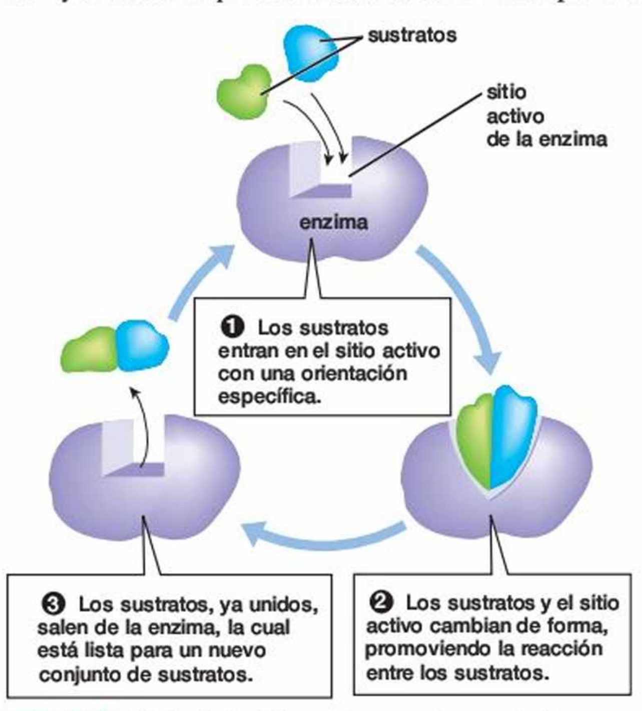


FIGURA 6-15 Ciclo de las interacciones enzima-sustrato
Mientras observas esta figura, imagínate también el tipo contrario de reacción, donde una enzima enlace una sola molécula y haga que ésta se divida en dos moléculas más pequeñas. **PREGUNTA: ¿Cómo cambiarías las condiciones de la reacción si quisieras incrementar la rapidez a la que una reacción catalizada por enzimas elabora su producto?**

en los sustratos. La combinación de selectividad por el sustrato, la orientación del sustrato, los enlaces químicos temporales y la distorsión de enlaces promueven la reacción química específica catalizada por una enzima en particular. Cuando termina la última reacción entre los sustratos, el(los) producto(s) ya no encaja(n) bien en el sitio activo y se expulsa(n) (paso ③). La enzima regresa a su configuración original y está lista para aceptar otro conjunto de sustratos (vuelta al paso ①).

¿Cómo aceleran las reacciones químicas las enzimas? Por lo general, la descomposición o síntesis de una molécula dentro de una célula se lleva a cabo en muchos pasos diferenciados, cada uno catalizado por una enzima distinta (véase la figura 6-13). Cada una de estas enzimas reduce la energía de activación de su reacción específica (véase la figura 6-14), permitiendo que la reacción se lleve a cabo fácilmente a temperatura corporal. Una cucharada de azúcar, por ejemplo, a temperatura corporal seguiría siendo azúcar de manera indefinida debido a su alta energía de activación. Sin embargo, dentro de una célula el azúcar se combina fácilmente con oxígeno (agente oxidante) para formar agua y dióxido de carbono en el proceso de respiración celular (que veremos con detalle en el capítulo 8). ¿Cómo? Piensa en un alpinista que asciende por un risco empinado y se encuentra con puntos de apoyo para pies y manos que, paso a paso, le permiten trepar el risco. Asimismo, una serie de pasos de reacción, cada uno catalizado por una enzima que baja la energía de activación, permite que la reacción total (en este caso, azúcar oxidante) supere el "risco" de alta energía de activación y la reacción ocurre a temperatura corporal.

Las células regulan el metabolismo al controlar las enzimas

Para ser útiles, las reacciones metabólicas que se efectúan en las células se deben controlar con cuidado; tienen que ocurrir a la rapidez y en los tiempos correctos. Esta mejoría de las reacciones metabólicas se logra regulando las enzimas que controlan las reacciones, como veremos a continuación.

Las células regulan la síntesis de enzimas

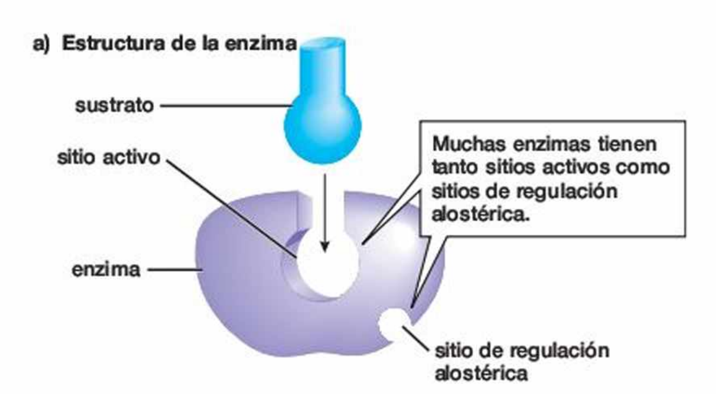
Las células ejercen un estrecho control sobre todos los tipos de proteínas que producen. Los genes que poseen el código para la elaboración de proteínas específicas se activan o se desactivan, dependiendo de la necesidad de alguna de éstas. (Se trata de un proceso que se describirá con detalle en el capítulo 10). Las proteínas con función de enzimas regulan todas las actividades metabólicas de la célula, y estas actividades tienen que cambiar, de manera continua, para satisfacer las necesidades cambiantes de la célula. Así, algunas enzimas se sintetizan en mayores cantidades cuando se tiene disponible una mayor cantidad de su sustrato. Por ejemplo, el hígado produce una mayor cantidad de una enzima (alcohol deshidrogenasa) que descompone el alcohol en quienes consumen grandes cantidades de esta droga. Por desgracia, el alcohol se convierte en otras sustancias tóxicas como resultado del trabajo de ésta y otras enzimas del hígado; por ello, el hígado de los alcohólicos a menudo está seriamente dañado.

Los cambios accidentales en los genes pueden dar como resultado una falta de enzimas específicas, algunas veces con severas consecuencias. Por ejemplo, quienes padecen fenilcetonuria no producen la enzima que inicia la descomposición del aminoácido fenilalanina, que es común en las proteínas. La acumulación de fenilalanina en los infantes en desarrollo resulta tóxica y puede causar retraso mental.

Las células regulan la actividad de las enzimas

Algunas enzimas se sintetizan en formas inactivas. Otro mecanismo por el cual las células ejercen control sobre las enzimas es sintetizando algunas de éstas en una forma inactiva que se vuelve activa en las condiciones apropiadas. Como ejemplo tenemos las enzimas *pepsina* y *tripsina que digieren proteínas*. Las células sintetizan y liberan estas enzimas en formas inactivas previniendo que digieran sus propias proteínas. En el estómago donde funciona la pepsina el ácido estomacal elimina el bloqueo del sitio activo de la pepsina, permitiendo que la enzima se active y funcione. En cambio, la tripsina funciona mejor en las condiciones de baja acidez del intestino delgado, donde se activa por la intervención de otra enzima.

Moléculas reguladoras controlan algunas enzimas. En un proceso que se conoce como **regulación alostérica**, ciertas enzimas fortalecen o inhiben su actividad usando moléculas reguladoras; la molécula que actúa como regulador no es el sustrato ni el producto de la enzima que regula.



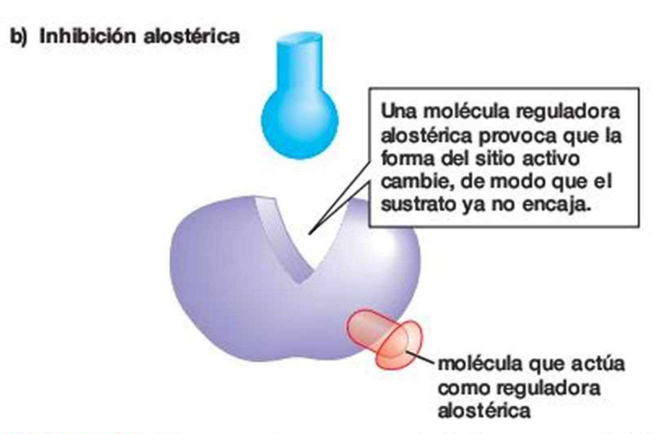


FIGURA 6-16 Algunas enzimas son controladas por regulación alostérica
a) Muchas enzimas tienen un sitio activo y uno de regulación alostérica en distintas partes de la molécula. ***b)*** Cuando las enzimas se inhiben por regulación alostérica, la unión de una molécula reguladora modifica el sitio activo, de manera que la enzima es menos compatible con su sustrato.

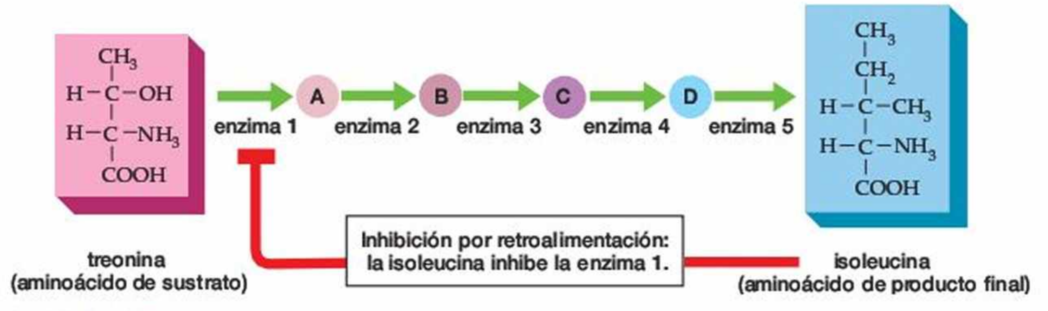


FIGURA 6-17 Regulación de enzimas por inhibición por retroalimentación
En este ejemplo, la primera enzima en la vía metabólica que convierte la treonina (un sustrato de aminoácidos) en isoleucina (un producto de aminoácidos) se inhibe cuando es alta la concentración de isoleucina, la cual actúa como molécula reguladora. Si a una célula le hace falta isoleucina, la reacción sigue adelante. A medida que se acumula isoleucina, ésta se une al sitio de regulación alostérica de la primera enzima y bloquea la vía. Una vez que las concentraciones de isoleucina bajan y hay menos moléculas de ésta que inhiban la enzima, la vía reanuda su producción.

La molécula reguladora se une de forma reversible a un *sitio regulador alostérico* especial de la enzima, que se separa del sitio activo de la enzima (FIGURA 6-16a). Esta unión temporal de la molécula reguladora altera el sitio activo de la enzima ("alostérico" significa literalmente "otra forma") y la enzima podría volverse más o menos capaz de unirse con sus sustratos (FIGURA 6-16b). La enzima específica y la molécula reguladora específica determinan si la regulación alostérica incrementa o reduce la actividad de la enzima.

Un tipo importante de regulación alostérica es la **inhibición por retroalimentación**, que es una retroalimentación negativa que provoca una vía metabólica que cesa la elaboración de un producto cuando se alcanzan las cantidades deseadas, como cuando un termostato apaga un calentador si la temperatura de una habitación es lo suficientemente cálida. En la inhibición por retroalimentación la actividad de una enzima se inhibe mediante una molécula reguladora que es el producto final de una vía metabólica. En general la molécula reguladora inhibe una enzima al principio en la serie de reacciones que la produjo, como se ilustra en la FIGURA 6-17. Por ejemplo, supón que una serie de reacciones, donde una enzima diferente cataliza cada una, convierte un aminoácido en otro. Cuando está presente suficiente aminoácido del producto, se detiene la serie de reacciones porque el aminoácido del producto se une con un sitio regulador alostérico en una enzima al principio de la vía, y la inhibe.

Los venenos, las drogas y el ambiente influyen en la actividad de las enzimas

En general las drogas y los venenos que actúan en las enzimas inhiben a éstas. Las formas tanto competitiva como no competitiva de inhibición se muestran mediante venenos y drogas.

Algunos inhibidores compiten con el sustrato por el sitio activo de la enzima

Algunos venenos y drogas se unen al sitio activo de una enzima de forma reversible, de manera que tanto el sustrato normal como la sustancia extraña compiten por el sitio activo de la enzima. A veces la enzima descompone la sustancia extraña; en otros casos, ésta simplemente busca el sustrato normal. Este proceso se denomina **inhibición competitiva** (FIGURA 6-18). Por ejemplo, el metanol es una forma altamente tóxica de alcohol que se utiliza como disolvente y compite por el sitio activo de la enzima alcohol deshidrogenasa (que se encuentra en la fruta fermentada y en las bebidas alcohólicas). La alcohol deshidrogenasa descompone el metanol produciendo formaldehído en el proceso, lo cual puede causar ceguera. Aprovechando la inhibición competitiva, los médicos prescriben etanol a las víctimas de envenenamiento con metanol. Al competir con el metanol por el sitio activo de la alcohol deshidrogenasa, el etanol bloquea la producción de formaldehído. Este ejemplo ilustra una propiedad fundamental de la inhibición competitiva: el sustrato normal o el inhibidor pueden desplazarse mutuamente si su concentración es lo suficientemente alta.

Algunos medicamentos contra el cáncer son inhibidores competitivos de enzimas. Como el cáncer consiste en una división rápida de células, se generan grandes cantidades de DNA. Algunos medicamentos contra el cáncer se asemejan a las subunidades que componen el DNA. Estos medicamentos compiten con las subunidades normales, engañando a las enzimas para que fabriquen DNA defectuoso, lo cual, a la vez, evita que proliferen las células cancerígenas. Por desgracia, estos medicamentos también interfieren con el crecimiento de otras células que se dividen rápidamente, incluidas aquellas en los folículos del cabello y las que recubren el tracto digestivo. Esto explica por qué la pérdida de cabello y las

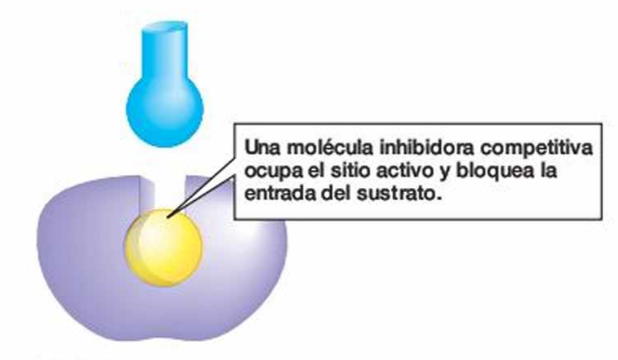


FIGURA 6-18 Inhibición competitiva
Al competir con el sustrato normal, una droga o un veneno bloquean de manera reversible el sitio activo.

náuseas son efectos colaterales de algunos tratamientos contra el cáncer con quimioterapia.

Algunos inhibidores se unen de forma permanente a las enzimas

Algunos venenos y drogas se unen de manera irreversible a las enzimas. Estos inhibidores irreversibles penetran en los sitios activos de las enzimas y los bloquean de forma permanente, o se adhieren a otra parte de ellas, cambiando su forma o carga de manera que éstas ya no puedan unirse adecuadamente a sus sustratos.

Por ejemplo, algunos gases nerviosos e insecticidas bloquean permanentemente el sitio activo de la enzima *acetilcolinesterasa*, que se encarga de descomponer la acetilcolina (una sustancia que liberan las neuronas para activar los músculos). Esto provoca que la acetilcolina se acumule y estimule de forma excesiva los músculos, causando parálisis. La muerte sobreviene porque las víctimas no pueden respirar. Otros venenos, incluidos el arsénico, mercurio y plomo, son tóxicos porque se unen de manera permanente a otras partes de varias enzimas, inactivándolas.

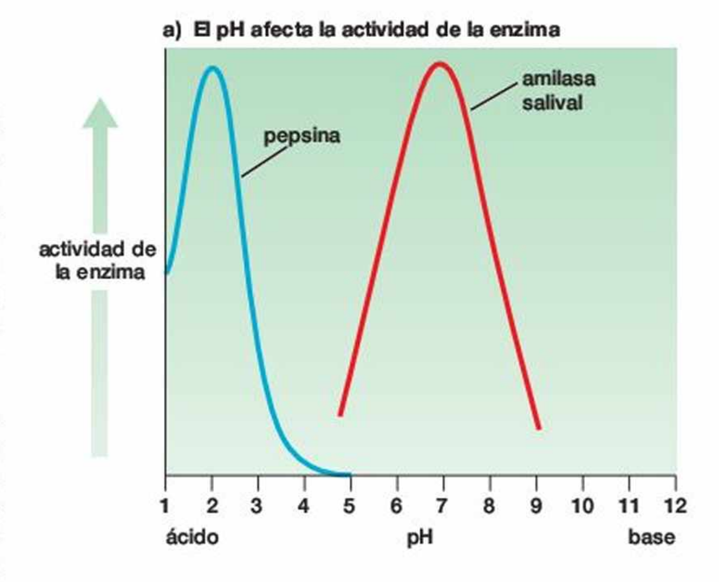
El ambiente influye en la actividad de las enzimas

Las estructuras tridimensionales complejas de las enzimas son también sensibles a las condiciones del ambiente. En el capítulo 3 vimos que una buena parte de la estructura tridimensional de las proteínas es resultado de la formación de puentes de hidrógeno entre aminoácidos parcialmente cargados. Estos enlaces pueden ser alterados por un reducido número de condiciones químicas y físicas, incluyendo el pH, la temperatura y la concentración de sales. La mayoría de las enzimas tienen un rango estrecho de condiciones en las cuales funcionan de manera óptima (**FIGURA 6-19**).

Aunque la enzima *pepsina* que digiere proteínas requiere las condiciones de acidez del estómago (pH = 2), casi todas las demás enzimas —incluyendo la amilasa que tiene la función de digerir el almidón—, funcionan óptimamente a un pH de entre 6 y 8, que es el nivel que prevalece en la mayoría de los fluidos corporales y que se mantiene dentro de las células vivas (figura 6-19a). Un pH ácido altera las cargas de aminoácidos agregándoles iones hidrógeno. La acidez del estómago mata muchas bacterias al desactivar sus enzimas.

La temperatura también afecta la rapidez de las reacciones catalizadas por enzimas. Tales reacciones se alentan con las bajas temperaturas y se aceleran con las temperaturas moderadamente altas, pues la tasa de movimiento de sus moléculas determina la probabilidad de que entren en contacto con el sitio activo de una enzima (figura 6-19b). El enfriamiento del cuerpo puede disminuir drásticamente la rapidez de las reacciones metabólicas del ser humano. En un caso de la vida real, un niño que cayó a través de la capa de hielo de un lago congelado fue rescatado y salió ileso después de pasar 20 minutos bajo el agua. Aunque el cerebro, a la temperatura normal del cuerpo, muere después de unos cuatro minutos sin oxígeno, el agua helada bajó la temperatura corporal del niño y redujo sus reacciones metabólicas, lo cual también disminuyó drásticamente su necesidad de oxígeno. En cambio, cuando las temperaturas se elevan demasiado, los puentes de hidrógeno que determinan la forma de las enzimas pueden romperse a causa del excesivo movimiento molecular. Piensa en las proteínas de la clara de huevo que cambian totalmente de color y de textura al cocerse. Incluso temperaturas mucho más bajas que las necesarias para freír un huevo pueden ser demasiado altas para que las enzimas funcionen correctamente. El exceso de calor puede ser mortal, en parte porque el mayor movimiento de los átomos a altas temperaturas rompe los puentes de hidrógeno, y distorsiona la estructura tridimensional de las enzimas y otras proteínas necesarias para la vida. En Estados Unidos cada verano docenas de niños mueren por hipertermia, cuando se les deja sin atención dentro de automóviles excesivamente calientes.

Las bacterias y los hongos, que existen en casi todos los alimentos que ingerimos, son responsables de la descomposición de éstos. Los alimentos permanecen frescos en el interior del refrigerador o del congelador porque el ambiente frío retrasa las reacciones de catalización de las enzimas de las que dependen los microorganismos para crecer y reproducirse. Antes de que existieran los refrigeradores, era común conservar la car-



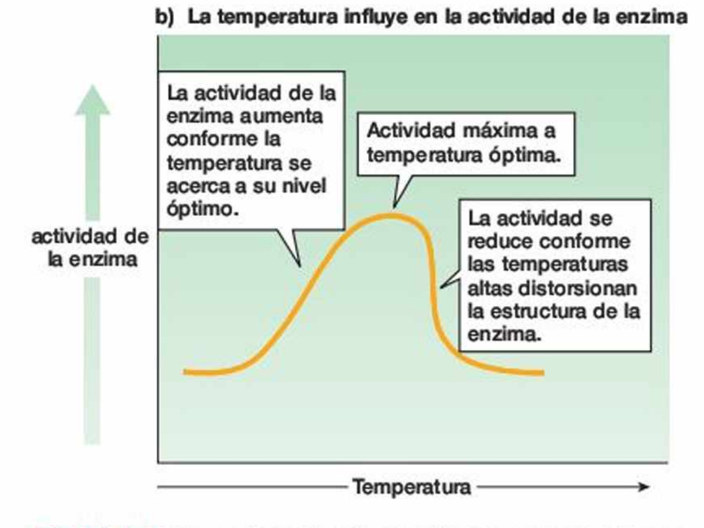


FIGURA 6-19 Las enzimas funcionan mejor con rangos estrechos de pH y de temperatura

ENLACES CON LA VIDA La falta de una enzima produce intolerancia a la lactosa

¿Te resulta difícil imaginar la vida sin beber leche, o sin saborear un helado o un trozo de pizza? Aunque algunos consideran que éstos son alimentos esenciales en la dieta de un ciudadano occidental, la mayoría de la población mundial no puede disfrutar de ellos. ¿Por qué? Aproximadamente el 75% de los seres humanos, incluyendo el 25% de los habitantes de Estados Unidos, perdieron la capacidad de digerir la lactosa, o "azúcar de la leche", durante la infancia. Alrededor del 75% de los afro-estadounidenses, hispanos y nativos de ese país, así como el 90% de los asiático-estadounidenses, son *intolerantes a la lactosa*. Desde una perspectiva evolutiva, esto es perfectamente explicable. La enzima que permite digerir la lactosa, llamada lactasa, se encuentra en el intestino delgado de todos los bebés normales. Durante la infancia, después del destete, nuestros antepasados dejaban de consumir leche, la principal fuente de lactosa. Como se requiere energía para sintetizar las enzimas, el hecho de perder la capacidad para sintetizar una enzima que no se necesita más constituye una ventaja adaptativa. Sin embargo, una proporción relativamente pequeña de seres humanos, principalmente los descendientes de los europeos nórdicos, conservaron la capacidad de digerir la lactosa, criaron ganado para obtener leche y fabricaron productos lácteos que consumían como una parte regular de su dieta.

Cuando los individuos que carecen de la enzima lactasa consumen lácteos, la lactosa sin digerir introduce agua al intestino por ósmosis y también alimenta a las bacterias intestinales que producen gases. La combinación de exceso de agua y gases produce dolor abdominal, inflamación, diarrea y flatulencia, todo lo cual representa un alto precio por disfrutar de un helado o un trozo de pizza. La mayoría de las personas que son intolerantes a la lactosa no necesitan evitar por completo todos los productos lácteos; algunos de ellos producen suficiente lactasa para tolerar unas cuantas raciones de éstos. El yogur con bacterias vivas y los quesos añejos (como el cheddar) tienen relativamente poca lactosa porque las bacterias que contienen se encargan de descomponerla. También es posible consumir suplementos de lactasa junto con los productos lácteos. No obstante, en comparación con otras consecuencias de la deficiencia de enzimas, esta incapacidad para tolerar la leche es en realidad un inconveniente menor. Puesto que estos catalizadores biológicos que conocemos como enzimas son esenciales para todos los aspectos de la vida, las mutaciones que hacen que ciertas enzimas dejen de funcionar adecuadamente podrían evitar que un embrión se desarrolle por completo o provocar trastornos que amenazan la vida.

ne utilizando soluciones con alta concentración de sal (piensa en el tocino o la carne de puerco salada), que matan a la mayoría de las bacterias. Las sales se descomponen en iones, que forman enlaces con los aminoácidos en las proteínas con función de enzimas. Demasiada sal (o muy poca) interfiere con la estructura tridimensional normal de las enzimas, impidiendo así su actividad. Los encurtidos se conservan bastante bien en una solución de vinagre y sal, que combina las condiciones de un medio salado con las de uno ácido. Los organismos que viven en ambientes salinos, como es previsible, tienen enzimas cuya configuración depende de la presencia de iones salinos.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO ENERGÍA LIBERADA

Aunque tanto los corredores como los demás atletas requieren del azúcar como combustible, en realidad todos los seres vivos la "quemamos" de una forma controlada, utilizando enzimas en vez de fuego para impulsar la activación de energía. Así como un alpinista desciende de una montaña en una serie de pequeños pasos en vez de brincar desde la cima, las enzimas permiten a nuestras células descomponer el azúcar en varios pasos, cada uno de los cuales libera una cantidad pequeña y segura de energía. Los pasos clave en esta vía liberan justo la energía suficiente para ser captada en las moléculas portadoras de energía y para utilizarse en las reacciones que consumen energía.

La vida, con su constante demanda de energía en forma útil, genera calor, como indican las leyes de la termodinámica. En los maratonistas, por ejemplo, conforme el ATP se descompone para impulsar la contracción muscular, parte de la energía química se convierte en energía cinética y otra parte se pierde como calor. En el capítulo 2 aprendiste que el agua tiene uno de los calores de vaporización más elevados de todas las moléculas; por eso utilizamos el sudor (constituido en su mayor parte por agua) para enfriar nuestro cuerpo. Los corredores de maratón pierden grandes cantidades de agua por el sudor durante la carrera, y corren el riesgo de sobrecalentarse si no la reponen.

Piensa en esto Cuando la temperatura corporal de un corredor comienza a subir, se activan varios mecanismos, incluida la sudoración y el aumento de la circulación sanguínea hacia la piel. Compara esta respuesta al sobrecalentamiento con la respuesta a la inhibición de las enzimas.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

6.1 ¿Qué es energía?

Energía es la capacidad para efectuar trabajo. La energía cinética es la energía del movimiento (luz, calor, electricidad, movimiento de partículas grandes). La energía potencial es energía almacenada (energía química, energía de posición). La primera ley de la termodinámica (la ley de conservación de la energía) afirma que, en un sistema cerrado, la cantidad total de energía permanece constante, aunque puede cambiar de forma. La segunda ley de la termodinámica dice que: cualquier uso de energía reduce la cantidad de energía útil y aumenta la aleatoriedad y el desorden (entropía)

dentro de un sistema. Los sistemas altamente organizados y de baja entropía que caracterizan la vida no violan la segunda ley de la termodinámica, porque se logran mediante un influjo continuo de energía solar utilizable, acompañada por un gran aumento neto en la entropía solar.

Web tutorial 6.1 Energía y reacciones acopladas

6.2 ¿Cómo fluye la energía en las reacciones químicas?

Las reacciones químicas pertenecen a dos categorías. En las reacciones exergónicas, las moléculas de los productos tienen menos energía que las de los reactivos, así que la reacción libera energía. En las reacciones endergónicas, los productos tienen más energía que los reactivos, por lo que la reacción requiere un aporte de energía. Las reacciones exergónicas pueden efectuarse, de manera espontánea; pero todas las reacciones, incluso las exergónicas, requieren un aporte inicial de energía (la energía de activación) para superar las repulsiones eléctricas entre las moléculas de los reactivos. Las reacciones exergónicas y endergónicas se pueden acoplar de manera que la energía liberada por una reacción exergónica impulse la reacción endergónica. Los organismos acoplan reacciones exergónicas, como la captación de energía luminosa o el metabolismo del azúcar, con reacciones endergónicas, como la síntesis de moléculas orgánicas.

6.3 ¿Cómo se transporta energía celular entre reacciones acopladas?

La energía liberada por las reacciones químicas dentro de las células se capta y transporta mediante moléculas portadoras de energía, como el ATP y los portadores de electrones. Estas moléculas constituyen el principal mecanismo por el cual las células acoplan las reacciones exergónicas y endergónicas que se llevan a cabo en diferentes lugares de la célula.

6.4 ¿Cómo controlan las células sus reacciones metabólicas?

Las reacciones celulares se encadenan en secuencias interconectadas llamadas vías metabólicas. La bioquímica de las células se regula de tres maneras: primera, usando catalizadores proteicos llamados enzimas; segunda, acoplando reacciones exergónicas y endergónicas; y tercera, utilizando moléculas portadoras de energía que transfieren energía dentro de las células.

La energía de activación elevada hace lentas muchas reacciones, incluso las exergónicas, a un ritmo imperceptible en condiciones ambientales normales. Los catalizadores abaten la energía de activación y así aceleran las reacciones químicas, sin sufrir ellos mismos cambios permanentes. Los organismos sintetizan catalizadores proteicos que promueven una o varias reacciones específicas. Los reactivos se unen temporalmente al sitio activo de la enzima y así facilitan la formación de los nuevos enlaces químicos de los productos. La acción enzimática se regula de muchas maneras: alterando la rapidez de síntesis de enzimas, activando enzimas previamente inactivas, con inhibición por retroalimentación, con regulación alostérica y con inhibición competitiva. Las condiciones del medio (como pH, concentración de sal y temperatura) pueden fomentar o inhibir la función enzimática al alterar su estructura tridimensional.

Web tutorial 6.2 Enzimas

TÉRMINOS CLAVE

catalizador *pág. 108*
coenzima *pág. 108*
difosfato de adenosina (ADP) *pág. 106*
endergónico *pág. 104*
energía *pág. 102*
energía cinética *pág. 102*
energía de activación *pág. 104*
energía potencial *pág. 102*
entropía *pág. 103*
enzima *pág. 108*
exergónico *pág. 103*
inhibición competitiva *pág. 111*
inhibición por retroalimentación *pág. 111*
leyes de la termodinámica *pág. 102*
metabolismo *pág. 108*
molécula portadora de energía *pág. 105*
portador de electrones *pág. 107*
primera ley de la termodinámica *pág. 102*
producto *pág. 103*
reacción acoplada *pág. 105*
reacción química *pág. 103*
reactivo *pág. 103*
regulación alostérica *pág. 110*
segunda ley de la termodinámica *pág. 102*
sitio activo *pág. 109*
sustrato *pág. 109*
trifosfato de adenosina (ATP) *pág. 105*
vía metabólica *pág. 108*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Explica por qué los organismos no violan la segunda ley de la termodinámica. ¿En última instancia de dónde proviene la energía que utilizan casi todas las formas de vida en nuestro planeta?
2. Define *metabolismo* y explica cómo pueden acoplarse entre sí las reacciones.
3. ¿Qué es energía de activación? ¿Los catalizadores cómo afectan la energía de activación? ¿Cómo altera esto la rapidez de las reacciones?
4. Describe algunas reacciones exergónicas y endergónicas que se efectúen con regularidad en plantas y animales.
5. Describe la estructura y la función de las enzimas. ¿Cómo se regula la actividad enzimática?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Uno de tus amigos más estudiosos va pasando cerca mientras tú aspiras los muebles de tu habitación. Quieres impresionarlo y de modo informal le dices que estás infundiendo energía en tu habitación, para crear un estado de menor entropía y que la energía proviene de la electricidad. Como lo notas desconcertado, agregas que eso no viola la segunda ley de la termodinámica, porque mucho del calor se libera en la planta de energía donde se generó la electricidad y que, además, el aire que sale de la aspiradora está más caliente. Algo molesto, él te contesta que a final de cuentas tú estás realmente tomando ventaja del incremento de entropía del Sol para limpiar tu habitación. ¿De qué está hablando? Sugerencia: Busca pistas en el capítulo 7.
2. Como vimos en el capítulo 3, las subunidades de prácticamente todas las moléculas orgánicas se unen mediante reacciones de condensación y pueden descomponerse mediante reacciones de hidrólisis. ¿Por qué, entonces, el sistema digestivo produce enzimas individuales para digerir proteínas, grasas y carbohidratos y, de hecho, varias de cada tipo?
3. Pregunta anticipada sobre evolución (Unidad Tres): Supón que alguien trata de refutar la evolución con este argumento: "Según la teoría evolutiva, la complejidad de los organismos ha aumentado con el paso del tiempo. Sin embargo, una complejidad creciente contradice la segunda ley de la termodinámica. Por lo tanto, la evolución es imposible." ¿Se trata de un argumento válido?
4. Cuando un oso pardo se come un salmón, ¿el oso adquiere toda la energía contenida en el cuerpo del pez? ¿Por qué? ¿Qué implicaciones crees que esta respuesta tendría para la abundancia relativa (por peso) de los depredadores y sus presas?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Collins, T. J. y Walter, C., "Little Green Molecules". *Scientific American*, marzo de 2006. Los químicos diseñaron moléculas pequeñas no proteicas que actúan como enzimas y degradan las sustancias químicas tóxicas elaboradas por el hombre y que persisten en el ambiente.

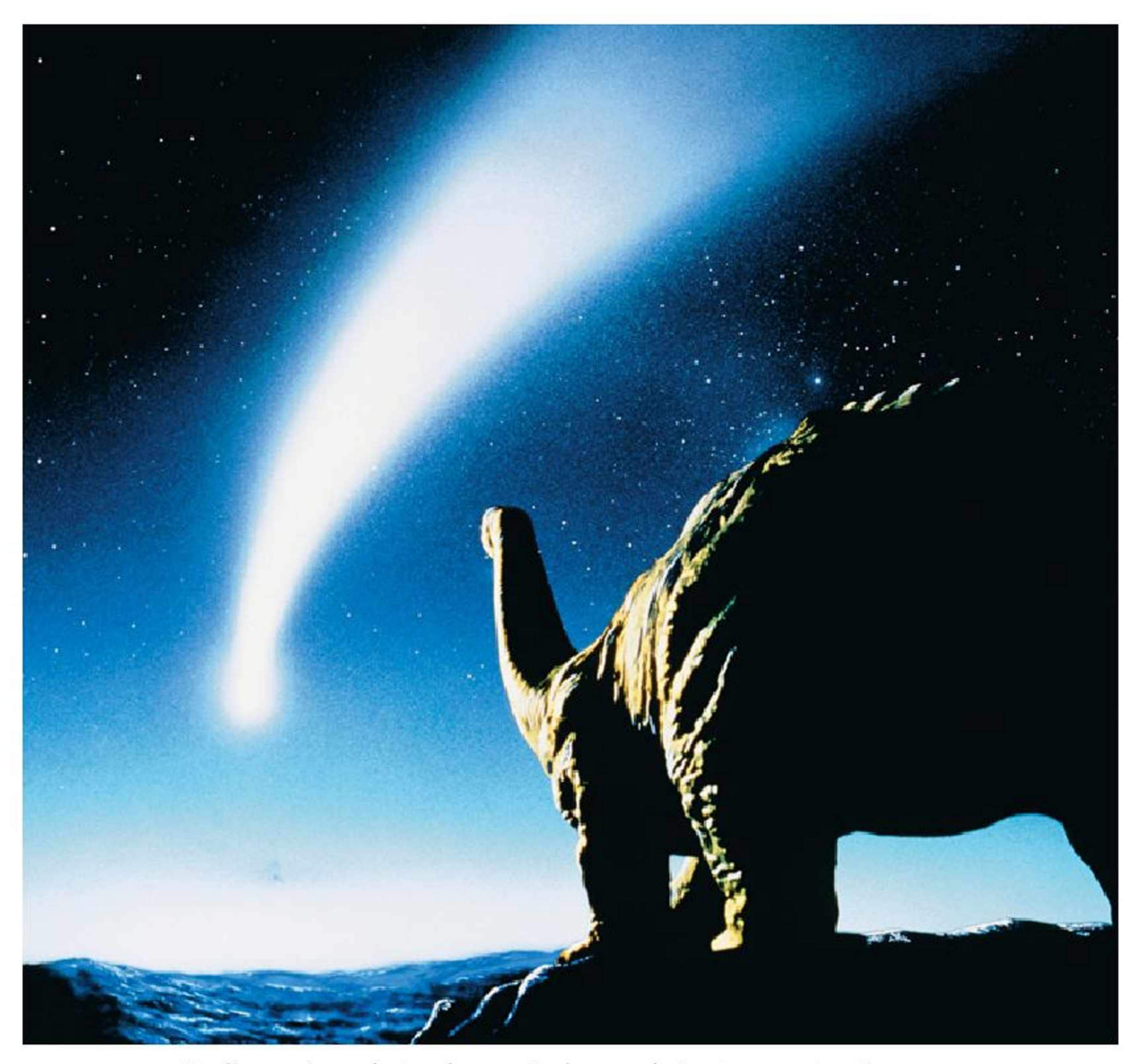
Farid, R. S., "Enzymes Heat Up". *Science News, 9* de mayo de 1998. Los científicos exploran nuevas formas de sintetizar enzimas que funcionen a altas temperaturas.

Madigan, M. T. y Narrs, B. L., "Extremophiles". *Scientific American*, abril de 1997. Los procesos industriales aprovechan el conocimiento de las moléculas, en especial de las enzimas, lo cual permite a ciertos microbios crecer bajo condiciones altamente ácidas, salinas o calientes que desnaturalizarían la mayoría de las proteínas.

Wu, C., "Hot-Blooded Proteins". *Science News*, 9 de mayo de 1998. Las bacterias que crecen en condiciones cercanas a la ebullición tienen enzimas especiales que les permiten funcionar a temperaturas tan extremas.

CAPÍTULO 7

Captación de energía solar: Fotosíntesis



Un dinosaurio predestinado a morir observa el gigantesco meteorito que se dirige hacia la Tierra. Algunos científicos creen que su impacto pudo haber causado una extinción masiva hace cerca de 65 millones de años.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: ¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

7.1 ¿Qué es la fotosíntesis?

Las hojas y los cloroplastos son adaptaciones para la fotosíntesis

La fotosíntesis consiste en reacciones dependientes e independientes de la luz

7.2 Reacciones dependientes de la luz: ¿Cómo se convierte la energía luminosa en energía química?

Durante la fotosíntesis, los pigmentos de los cloroplastos captan primero la luz

Las reacciones dependientes de la luz se efectúan dentro de las membranas tilacoideas

De cerca: Quimiósmosis: La síntesis del ATP en los cloroplastos

7.3 Reacciones independientes de la luz: ¿Cómo se almacena la energía química en las moléculas de glucosa?

El ciclo C3 capta dióxido de carbono

El carbono fijado durante el ciclo C3 se utiliza para sintetizar glucosa

7.4 ¿Qué relación hay entre las reacciones dependientes e independientes de la luz?

7.5 Agua, CO_2 y la vía C_4

Cuando los estomas se cierran para conservar agua se lleva a cabo la derrochadora fotorrespiración

Enlaces con la vida: Tú vives gracias a las plantas

Las plantas C_4 reducen la fotorrespiración mediante un proceso de fijación del carbono en dos etapas

Las plantas C_3 y C_4 se adaptan a condiciones ambientales diferentes

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO ¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?



ESTUDIO DE CASO
¿LOS DINOSAURIOS MURIERON POR FALTA DE LUZ SOLAR?

ES VERANO en el año 65,000,000 a. C., y el periodo cretácico está a punto de terminar de forma abrupta y catastrófica. En una Tierra donde buena parte del continente que ahora conocemos como América está cubierto en su mayoría por mares poco profundos, un *Apatosaurus de* 24 metros de largo y 35 toneladas de peso busca alimento en la exuberante vegetación tropical de lo que es ahora el sur de California. De repente, un ruido ensordecedor hace que se sobresalten los animales que se yerguen y observan una bola de fuego que eclipsa el azul del cielo. Un meteorito de 10 kilómetros de diámetro ha ingresado en la atmósfera y está a punto de alterar irrevocablemente la vida en nuestro planeta. Aunque todas las criaturas que presenciaron este suceso quedaron carbonizadas de inmediato por la onda expansiva del impacto, las plantas y los animales de todo el planeta también sufrirían importantes consecuencias. Al incrustarse en el fondo del océano, en la punta de la península de Yucatán, el meteorito creó un cráter de kilómetro y medio de profundidad, y 200 kilómetros de anchura. La fuerza del impacto lanzó hacia la atmósfera billones de toneladas de fragmentos de la corteza terrestre y del meteorito mismo. El calor generado por el impacto con toda seguridad causó incendios que pudieron haber carbonizado el 25 por ciento de toda la vegetación terrestre. Cenizas, humo y polvo cubrieron el Sol, y así la Tierra quedó sumergida en una oscuridad que duró meses. ¿Qué sucedería en la actualidad si el Sol se ocultase durante meses? ¿Por qué la luz solar es tan importante? ¿Realmente un meteorito fue el responsable del fin del reinado de los dinosaurios?

7.1 ¿QUÉ ES LA FOTOSÍNTESIS?

Hace al menos 2000 millones de años, debido a cambios fortuitos (mutaciones) en su composición genética, algunas células adquirieron la capacidad de aprovechar la energía de la luz solar. Estas células combinaban las moléculas inorgánicas simples —dióxido de carbono y agua— para formar moléculas orgánicas más complejas como la glucosa. En el proceso de *fotosíntesis*, esas células captaban una pequeña fracción de la energía de la luz solar y la almacenaban como energía química en dichas moléculas orgánicas complejas. Puesto que podían explotar esta nueva fuente de energía sin hacer frente a competidores, las primeras células fotosintéticas llenaron los mares, liberando oxígeno como producto. El oxígeno libre, que era un nuevo elemento en la atmósfera, resultaba dañino para muchos organismos. No obstante, la infinita variación ocasionada por errores genéticos aleatorios finalmente produjo algunas células que sobrevivían en presencia de oxígeno y, posteriormente, células que utilizaban el oxígeno para "descomponer" la glucosa en un nuevo y más eficiente proceso: la *respiración celular*. En la actualidad casi todas las formas de vida en el planeta, nosotros entre ellas, dependen de los azúcares producidos por organismos fotosintéticos como fuente de energía y liberan la energía de esos azúcares mediante la respiración celular, empleando el producto de la fotosíntesis, es decir, el oxígeno (**FIGURA 7-1**). En el capítulo 8 examinaremos el proceso que usan casi todos los seres vivos para "descomponer" las moléculas de almacenamiento de energía glucosa producidas por la fotosíntesis, y obtener así la energía necesaria para llevar a cabo otras reacciones metabólicas. La luz solar proporciona energía a prácticamente toda la vida sobre la Tierra y se capta sólo mediante la fotosíntesis.

A partir de las moléculas sencillas de dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O), la **fotosíntesis** convierte la energía de la luz solar en energía química que se almacena en los enlaces de la glucosa ($C_6H_{12}O_6$) y libera oxígeno (O_2). La reacción química general más sencilla para la fotosíntesis es:

$$6\ CO_2 + H_2O + \text{energía luminosa} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

La fotosíntesis se efectúa en las plantas y algas eucarióticas, y en ciertos tipos de procariotas, los cuales se describen como *autótrofos* (literalmente, "que se alimentan por sí mismos"). En este capítulo limitaremos nuestro análisis de la fotosíntesis a las plantas terrestres. En éstas la fotosíntesis se lleva a cabo dentro de los cloroplastos y casi todos se encuentran en las células de las hojas. Comencemos, entonces, con una breve mirada a las estructuras de las hojas y los cloroplastos.

Las hojas y los cloroplastos son adaptaciones para la fotosíntesis

Las hojas de la mayoría de las plantas terrestres tienen sólo unas cuantas células de espesor; su estructura está adaptada de manera elegante a las exigencias de la fotosíntesis (**FIGURA 7-2**). La forma aplanada de las hojas expone un área superficial considerable a los rayos solares, y su delgadez garantiza que éstos puedan penetrar en ella y llegar a los cloroplastos interiores que atrapan la luz. Las superficies tanto superior como inferior de las hojas constan de una capa de células transparentes: la *epidermis*. La superficie exterior de ambas capas epidérmicas está cubierta por la *cutícula*, que es un recubrimiento ceroso e impermeable que reduce la evaporación del agua en la hoja (figura 7-2b).

La hoja obtiene el CO_2 para la fotosíntesis del aire; los poros ajustables en la epidermis, llamados **estomas** (del griego, "boca"; véase la **FIGURA 7-3**), se abren y se cierran a intervalos adecuados para admitir el CO_2 del aire.

Dentro de la hoja hay unas cuantas capas de células que, en conjunto, reciben el nombre de *mesófilo* (que significa "parte media de la hoja"). Las células mesofílicas contienen casi todos los cloroplastos de la hoja (véase la figura 7-2b, c) y, por lo tanto, la fotosíntesis se efectúa primordialmente en estas células. *Haces vasculares,* o venas (véase la figura 7-2b), suministran agua y minerales a las células mesofílicas, y llevan los azúcares producidos a otros lugares de la planta.

Una sola célula mesofílica puede tener de 40 a 200 cloroplastos, los cuales son lo suficientemente pequeños, de modo que 2000 de ellos alineados cubrirían la uña de tu dedo pulgar. Tal como se describió en el capítulo 4, los cloroplastos son organelos que consisten en una doble membrana externa que encierra un medio semilíquido, el **estroma** (véase la figura 7-2d).

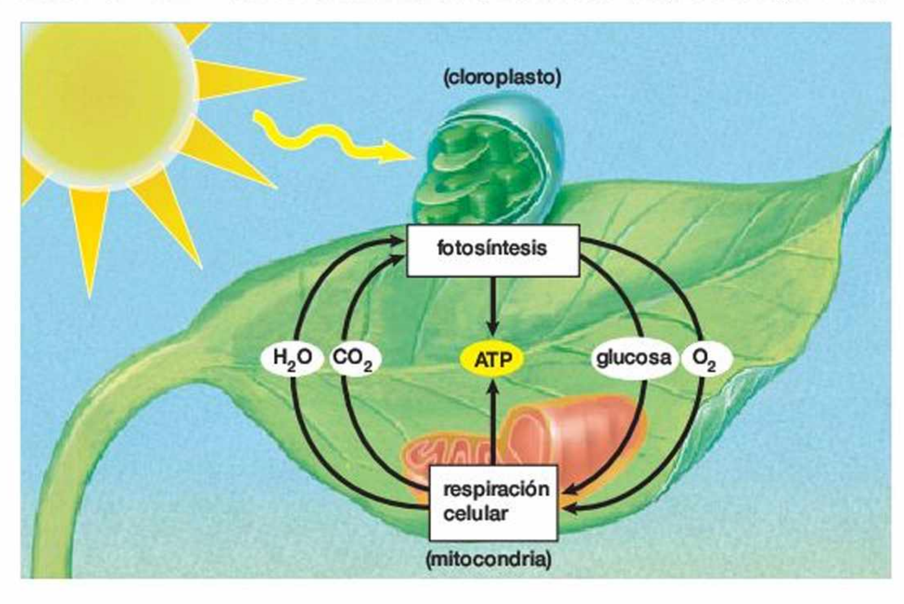


FIGURA 7-1 Interconexiones entre la fotosíntesis y la respiración celular
Los cloroplastos de las plantas verdes utilizan la energía de la luz solar para sintetizar compuestos de carbono de alta energía, como glucosa, a partir de las moléculas de baja energía de dióxido de carbono y agua. Las plantas mismas, así como otros organismos que comen plantas o se comen entre sí, extraen energía de estas moléculas orgánicas por respiración celular, la cual produce de nueva cuenta agua y dióxido de carbono. A la vez, esta energía impulsa todas las reacciones de la vida.

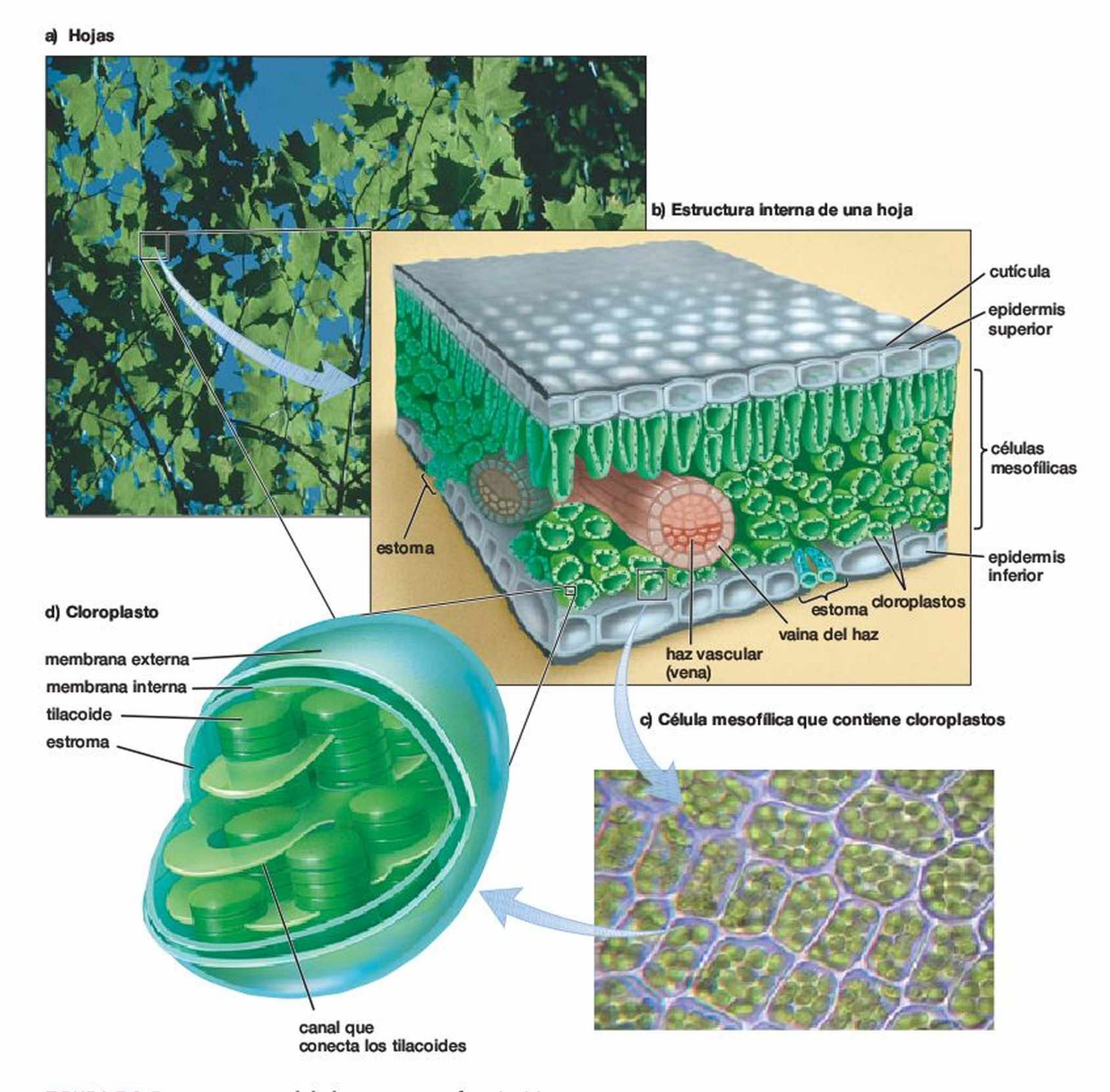


FIGURA 7-2 Panorama general de las estructuras fotosintéticas
a) La fotosíntesis se efectúa principalmente en las hojas de las plantas terrestres. *b)* Corte seccional de una hoja, que muestra las células mesofílicas donde se concentran los cloroplastos y la cutícula impermeable que reviste la hoja en ambas superficies. *c)* Una célula mesofílica empacada con cloroplastos verdes. *d)* Un solo cloroplasto que muestra el estroma y los tilacoides donde se realiza la fotosíntesis.

Incrustadas en el estroma hay bolsas membranosas interconectadas en forma de disco, llamadas **tilacoides**. Las reacciones químicas de la fotosíntesis que dependen de la luz (*reacciones dependientes de la luz*) ocurren dentro de las membranas de los tilacoides; mientras que las reacciones fotosintéticas que pueden continuar durante cierto tiempo en la oscuridad (*reacciones independientes de la luz*) se realizan en estroma circundante.

La fotosíntesis consiste en reacciones dependientes e independientes de la luz

La fórmula química de la fotosíntesis disfraza el hecho de que ésta en realidad implica docenas de enzimas que catalizan docenas de reacciones individuales. Tales reacciones se pueden dividir en reacciones dependientes de la luz y reacciones independientes de la luz. Cada grupo de reacciones se lleva a

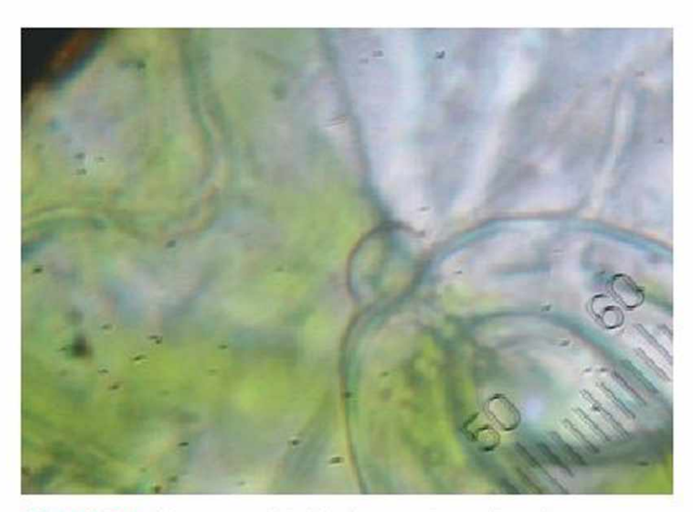


FIGURA 7-3 **Estoma en la hoja de una planta de guisante**

cabo dentro de una región diferente del cloroplasto; pero las dos reacciones se enlazan mediante moléculas portadoras de energía.

- En las **reacciones dependientes de la luz**, la clorofila y otras moléculas de las membranas de los tilacoides captan la energía de la luz solar y convierten una parte de ella en energía química almacenada en moléculas portadoras de energía (ATP y NADPH). Como producto se libera gas oxígeno.
- En las **reacciones independientes de la luz**, las enzimas del estroma utilizan la energía química de las moléculas portadoras (ATP y NADPH) para impulsar la síntesis de glucosa u otras moléculas orgánicas.

La relación de las reacciones dependientes e independientes de la luz se muestra en la **FIGURA 7-4**.

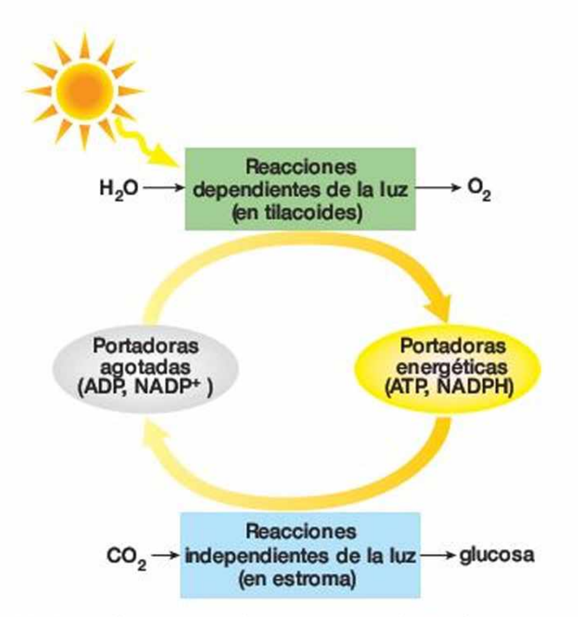


FIGURA 7-4 **Relación entre las reacciones dependientes e independientes de la luz**

7.2 REACCIONES DEPENDIENTES DE LA LUZ: ¿CÓMO SE CONVIERTE LA ENERGÍA LUMINOSA EN ENERGÍA QUÍMICA?

Las reacciones dependientes de la luz captan la energía de la luz solar, la almacenan como energía química en dos moléculas portadoras de energía diferentes: la conocida portadora de energía ATP (*trifosfato de adenosina*) y el portador de electrones de alta energía NADPH (*dinucleótido de nicotinamida y adenina fosfato*). La energía química almacenada en estas moléculas portadoras se utilizará después para impulsar la síntesis de moléculas de almacenamiento de alta energía, como la glucosa, durante las reacciones independientes de la luz.

Durante la fotosíntesis, los pigmentos de los cloroplastos captan primero la luz

El Sol emite energía en un amplio espectro de radiación electromagnética. El *espectro electromagnético* va desde los rayos gamma de longitud de onda corta, hasta las ondas de radio de longitud de onda muy larga (**FIGURA 7-5**) pasando por las luces ultravioleta, visible e infrarroja. La luz y los demás tipos de radiación se componen de paquetes individuales de ener-

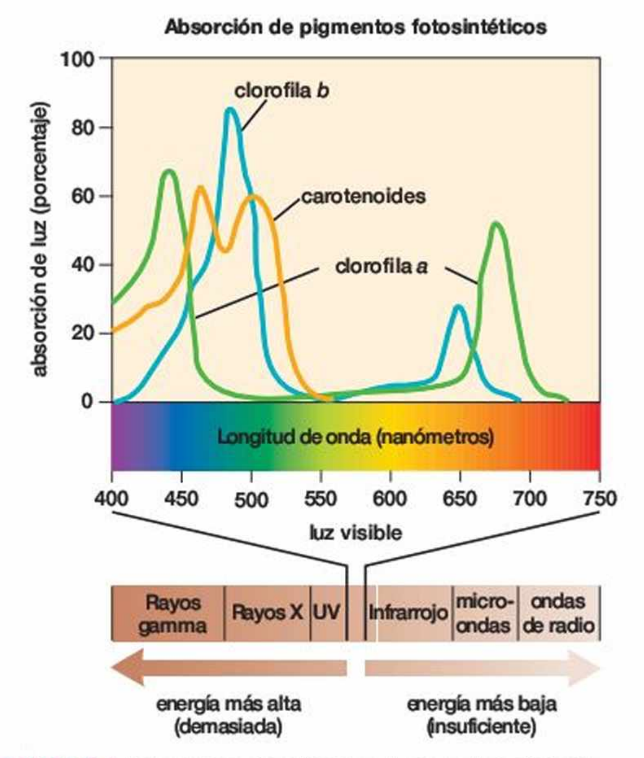


FIGURA 7-5 **Luz, pigmentos de cloroplastos y fotosíntesis** La luz visible, una pequeña parte del espectro electromagnético, consiste en longitudes de onda que corresponden a los colores del arcoíris. La clorofila (curvas azul y verde) absorbe intensamente las luces violeta, azul y roja. Los carotenoides (curva anaranjada) absorben las longitudes de onda azul y verde.

gía llamados **fotones**. La energía de un fotón corresponde a su longitud de onda. Los fotones de longitud de onda corta son muy energéticos; en tanto que los de longitud de onda más larga tienen menor energía. La luz visible abarca longitudes de onda, cuya energía es lo bastante alta como para alterar la forma de las moléculas de ciertos pigmentos (como la de los cloroplastos); aunque no tan alta como para dañar moléculas fundamentales como el DNA. No es coincidencia que estas longitudes de onda, con "justamente la cantidad correcta" de energía, no tan sólo impulsen la fotosíntesis, sino que también estimulan el pigmento de nuestros ojos y nos permiten ver el mundo que nos rodea.

Cuando la luz incide en un objeto como una hoja, se efectúa uno de tres procesos: la luz *se absorbe* (se capta), *se refleja* (rebota en el objeto) o *se transmite* (pasa a través de él). La luz que se absorbe puede calentar el objeto o impulsar procesos biológicos como la fotosíntesis. La luz que se refleja o se transmite no la capta el objeto y puede llegar a los ojos de un observador dándole al objeto su color.

Los cloroplastos contienen varios tipos de moléculas de pigmento que absorben diferentes longitudes de onda de la luz. La **clorofila**, la molécula de pigmento clave captadora de luz en los cloroplastos, absorbe intensamente las luces violeta, azul y roja; pero refleja la verde, dando así el color verde a las hojas (véase la figura 7-5). Los cloroplastos contienen además otras moléculas, llamadas *pigmentos accesorios*, que absorben longitudes de onda adicionales de energía luminosa y las transfieren a la *clorofila a*. Algunos pigmentos accesorios son en realidad formas ligeramente diferentes de la clorofila verde; en las plantas terrestres la *clorofila a* es el principal pigmento que capta la luz; mientras que la *clorofila b* funciona como pigmento accesorio. Los **carotenoides** son pigmentos accesorios que se encuentran en todos los cloroplastos, absorben las luces verde y azul, y la mayoría de las veces aparecen en colores amarillo o anaranjado, porque reflejan esas longitudes de onda a nuestros ojos (véase la figura 7-5).

Aunque los carotenoides (particularmente sus formas amarillas y anaranjadas) están presentes en las hojas, su color por lo regular está enmascarado por la clorofila verde que abunda más. En otoño cuando las hojas empiezan a morir, la clorofila se descompone antes de que lo hagan los carotenoides, revelando así los carotenoides de colores amarillo y anaranjado característicos del otoño. (Los colores rojo y púrpura de las hojas que caen en el otoño son básicamente pigmentos que no participan en la fotosíntesis). Las hojas de álamo de la **FIGURA 7-6** muestran la clorofila verde desvanecida y revelan los carotenoides amarillos.

Quizá ya habrás oído acerca del carotenoide beta-caroteno. Este pigmento ayuda a captar la luz en los cloroplastos y produce el color anaranjado de ciertos vegetales, como las zanahorias. El beta-caroteno es la principal fuente de vitamina A para los animales. En una hermosa simetría, la vitamina A se utiliza para formar el pigmento de la vista que capta la luz en los animales (incluido el ser humano). Por lo tanto, los carotenoides captan la energía solar en las plantas y (en forma indirecta) en los animales también.

Las reacciones dependientes de la luz se efectúan dentro de las membranas tilacoideas

Las membranas tilacoideas contienen sistemas altamente organizados de proteínas, clorofila y moléculas de pigmentos accesorios, incluidos los carotenoides; a tales sistemas se les llama **fotosistemas**. Cada tilacoide contiene miles de copias de dos tipos de fotosistemas, conocidos como *fotosistema I* (FS I) y *fotosistema II* (FS II). Ambos se activan con la luz y funcionan de manera simultánea. Cada fotosistema contiene aproximadamente de 250 a 400 moléculas de clorofila y carotenoide. Estos pigmentos absorben la luz y pasan su energía a un par de moléculas de clorofila a específicas, dentro de una pequeña región del fotosistema llamada **centro de reacción**. Las moléculas de clorofila *a* de este centro están ubicadas junto a

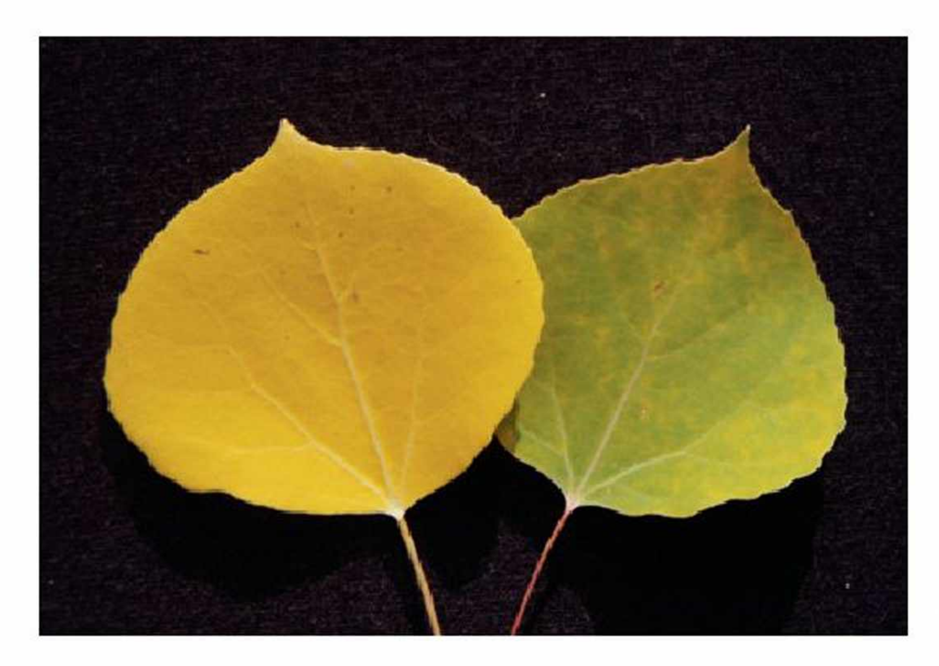


FIGURA 7-6 La pérdida de clorofila revela los carotenoides amarillos

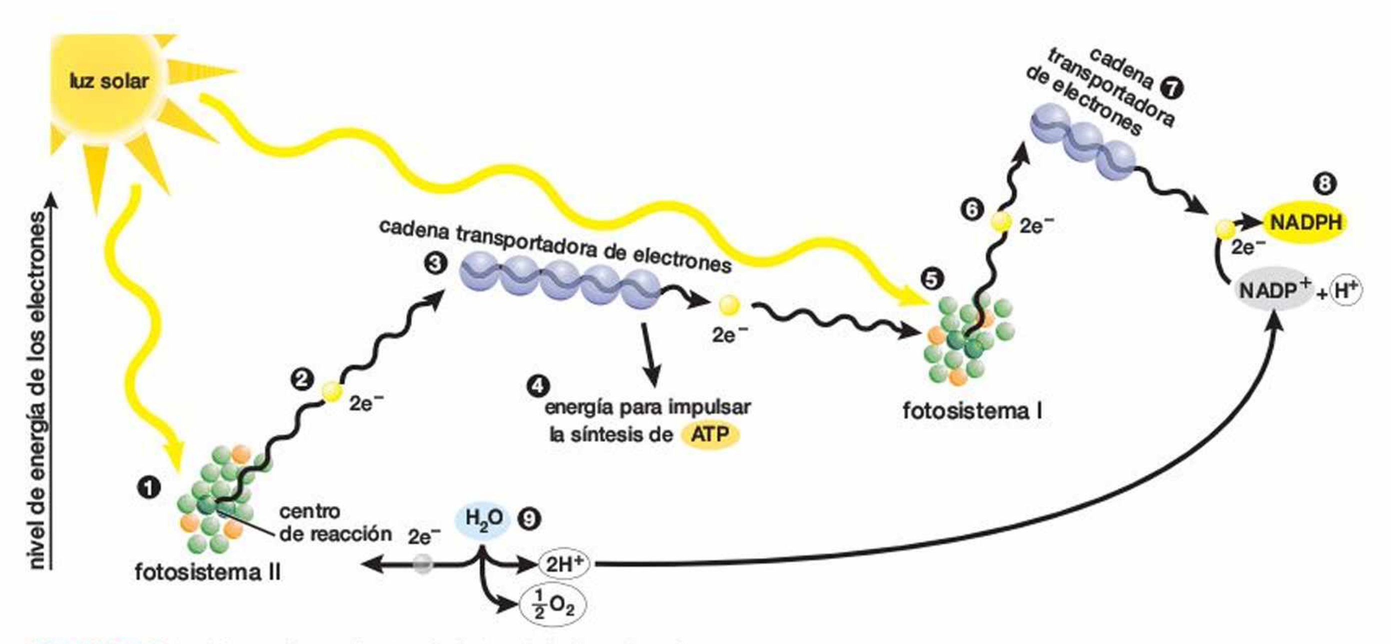


FIGURA 7-7 Reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis
① La luz es absorbida por el fotosistema II, y la energía se transfiere a los electrones en las moléculas de clorofila *a* del centro de reacción. ② Los electrones energéticos salen del centro de reacción. ③ Los electrones se mueven a la cadena transportadora de electrones adyacente. ④ La cadena transporta los electrones, y cierta cantidad de su energía se emplea para impulsar la síntesis del ATP mediante la quimiósmosis. Los electrones sin energía sustituyen los que se perdieron por el fotosistema I. ⑤ La luz incide en el fotosistema I, y se pasa energía a los electrones en las moléculas de clorofila *a* del centro de reacción. ⑥ Los electrones energéticos salen del centro de reacción. ⑦ Los electrones se mueven a la cadena transportadora de electrones. ⑧ Los electrones energéticos del fotosistema I son captados en las moléculas de NADPH. ⑨ Los electrones perdidos por el centro de reacción del fotosistema II son reemplazados por los electrones que se obtienen por la descomposición del agua, que es una reacción que también libera oxígeno y H^+ empleado para formar NADPH. **PREGUNTA: ¿Si estas reacciones producen ATP y NADPH, entonces por qué las células de las plantas necesitan mitocondrias?**

una **cadena transportadora de electrones** (**ETC**, por las siglas de *electron transport chain*), la cual es una serie o "cadena" de moléculas portadoras de electrones incrustadas en las membranas tilacoideas. Como verás en las **FIGURAS 7-7** y **7-8**, cada fotosistema está asociado con una cadena transportadora de electrones diferente.

Cuando las moléculas de clorofila *a* del centro de reacción reciben energía de las moléculas carotenoideas cercanas, un electrón de cada una de las dos clorofilas del centro de reacción absorbe la energía. Estos "electrones energizados" (energéticos) salen de las moléculas de clorofila *a* y "saltan" a la cadena transportadora de electrones, de donde pasan de una molécula portadora a la siguiente, y van perdiendo energía al hacerlo. En ciertos puntos de transferencia a lo largo de la cadena trasportadora de electrones, la energía liberada por los electrones es captada y usada para sintetizar ATP del ADP más fosfato o NADPH del $NADP^+$ más H^+. (*NADP* es el dinucleótido de nicotinamida y adenina fosfato portador de electrones [NAD], descrito en el capítulo 6, más un grupo fosfato).

Las reacciones dependientes de la luz se asemejan en muchas formas a una máquina de juego de *pinball* (que dispara balines para que hagan contacto con unas salientes y marquen puntos). La energía (luz) se transfiere a una bola (electrón) por medio de pistones accionados por un resorte (moléculas de clorofila). La bola es impulsada hacia arriba (entra a un nivel de mayor energía). Conforme la bola viaja hacia abajo, la energía que libera puede usarse para hacer girar una rueda (generar ATP) o tocar una campana (NADPH). Con todo este panorama general en mente, veamos ahora con mayor detenimiento la secuencia real de los sucesos en las reacciones dependientes de la luz, las cuales se ilustran con diagramas en la figura 7-7, donde a cada paso se le asignó un número, y se ve con mayor realidad dentro de la membrana del cloroplasto en la figura 7-8. A medida que vayas siguiendo los pasos numerados, encontrarás los mismos sucesos en la figura 7-8 dentro de la membrana.

El fotosistema II genera ATP

Por motivos históricos, los fotosistemas están numerados "hacia atrás". La forma más fácil de entender el proceso normal de captar energía luminosa es iniciar con el fotosistema II y seguir los sucesos iniciados por la captación de dos fotones de luz. Las reacciones dependientes de la luz comienzan cuando los fotones son absorbidos por el fotosistema II (paso ① en la figura 7-7; a la izquierda en la figura 7-8). La energía luminosa se transfiere de una molécula a otra hasta que llega al centro de reacción, donde impulsa un electrón hacia fuera de cada una de las dos moléculas de clorofila (paso ②). El primer portador de electrones de la cadena transportadora de electrones adyacente acepta de inmediato estos dos electrones energéticos (paso ③). Los electrones se mueven a lo largo de la cadena de una molécula portadora a la siguiente, liberando energía; como ninguna transferencia de energía es 100 por ciento eficiente, en cada paso se pierde algo de ella en

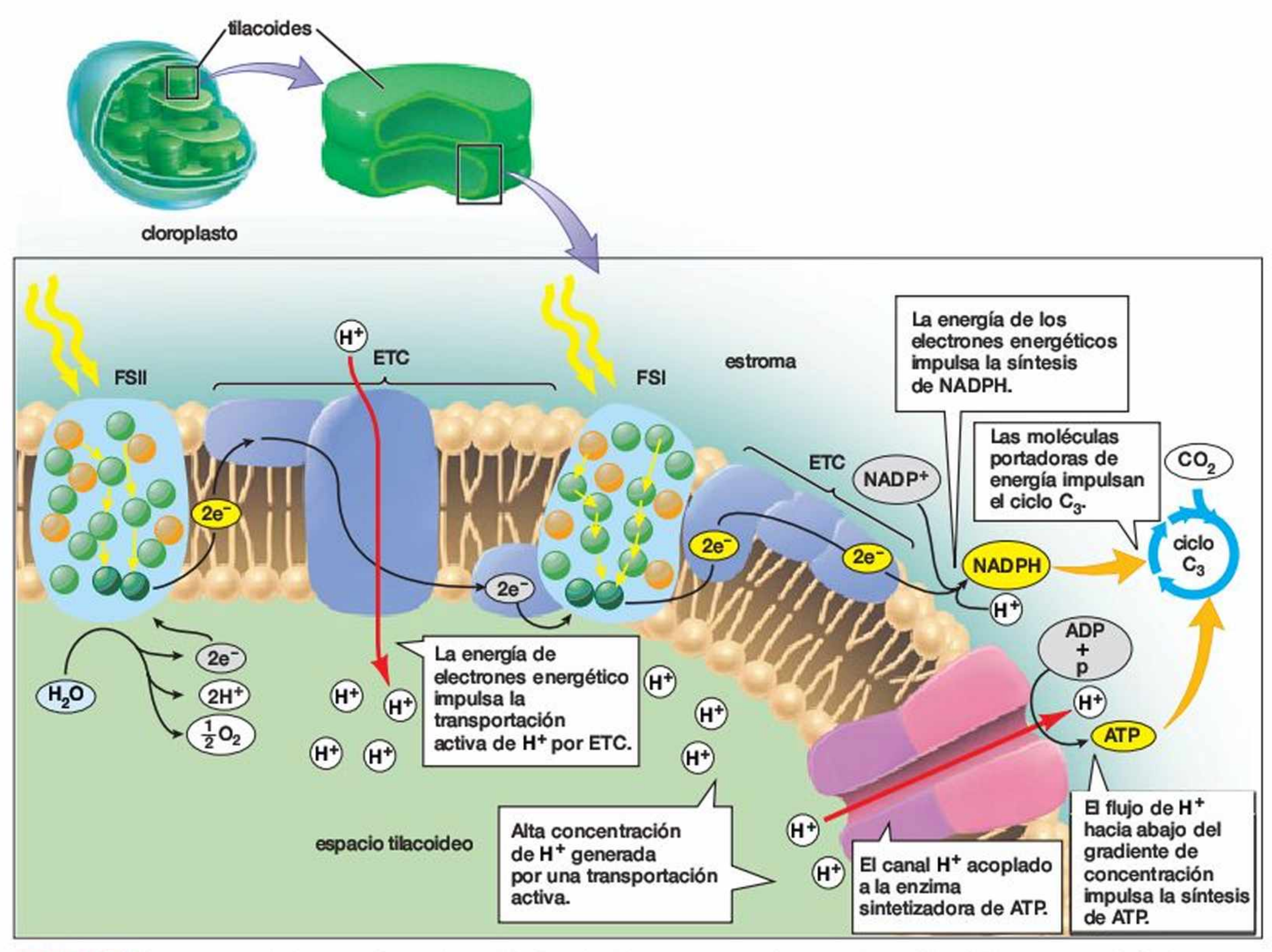


FIGURA 7-8 **Los sucesos de las reacciones dependientes de la luz ocurren en las membranas tilacoideas y cerca de éstas**

forma de calor. Sin embargo, algo de la energía liberada, a medida que el electrón viaja por la cadena transportadora de electrones, se capta y se utiliza para bombear iones hidrógeno (H^+), a través de la membrana tilacoidea hacia el interior de su compartimento, creando así un gradiente de concentraciones de iones H^+ a través de la membrana tilacoidea, como se muestra en la figura 7-8 (izquierda). Luego la energía empleada para crear este gradiente se aprovecha para impulsar la síntesis de ATP, en un proceso llamado **quimiósmosis** (paso ④). En la figura 7-8 (derecha), verás que el H^+ fluye hacia atrás y abajo de su gradiente de concentración mediante un canal especial que genera ATP conforme fluye el H^+. Consulta la sección "De cerca: Quimiósmosis, la síntesis de ATP en los cloroplastos", para conocer mayores detalles sobre la descripción de este proceso.

El fotosistema I genera NADPH

Mientras tanto, la luz también ha estado incidiendo en las moléculas de pigmento del fotosistema I (paso ⑤ de la figura 7-7 y centro de la figura 7-8) La energía de los fotones de luz es captada por estas moléculas de pigmento y se dirige hacia las dos moléculas de clorofila del centro de reacción, las cuales expelen electrones de alta energía (paso ⑥). Estos electrones saltan a la cadena transportadora de electrones del fotosistema I (paso ⑦). Los electrones energéticos expelidos del fotosistema I se mueven a través de la cadena transportadora de electrones adyacente que es más corta y, finalmente, se transfieren al portador de electrones $NADP^+$. La molécula portadora de energía NADPH se forma cuando cada molécula $NADP^+$ capta dos electrones energéticos y un ion hidrógeno (paso ⑧), figura 7-8 a la derecha); el ion hidrógeno se obtiene al disociar agua (paso ⑨), figura 7-8 a la izquierda. Tanto la molécula $NADP^+$ como la NADPH son solubles en agua y están disueltas en el estroma del cloroplasto.

Las clorofilas del centro de reacción del fotosistema I de inmediato reemplazan a los electrones que perdieron, al obtener electrones carentes de energía de la portadora de electrones final de la cadena transportadora de electrones alimentada por el fotosistema II.

La descomposición del agua mantiene el flujo de electrones a través de los fotosistemas

En general los electrones fluyen del centro de reacción del fotosistema II, a través de la cadena transportadora de electrones cercana, hacia el centro de reacción del fotosistema I, y a través de la cadena transportadora de electrones más próxi-

DE CERCA Quimiósmosis, la síntesis de ATP en los cloroplastos

En las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis (véase las figuras 7-7, 7-8 y E7-2), los fotones energizan los electrones en el fotosistema II. En la cadena transportadora de electrones asociada con el fotosistema II, estos electrones energéticos pierden energía a medida que se van moviendo de una proteína a otra. La transferencia de electrones no impulsa directamente la síntesis de ATP; más bien, la energía que liberan se emplea para bombear iones hidrógeno (H^+) del estroma, a través de la membrana tilacoidea dentro del espacio tilacoide. Al igual que como se carga la batería de un automóvil, la transportación activa de (H^+) almacena energía al crear un gradiente de concentración de (H^+) a través de la membrana tilacoidea. Después, en una reacción separada, la energía almacenada en este gradiente impulsa la síntesis de ATP.

¿Cómo se emplea un gradiente de (H^+) para sintetizar ATP? Compara el gradiente (H^+) con el agua almacenada en la presa de una planta hidroeléctrica (**FIGURA E7-1**). El agua fluye por turbinas y las hace girar. Las turbinas convierten la energía del agua que se mueve en energía eléctrica. Los iones hidrógeno del interior del tilacoide (como el agua almacenada en la presa) pueden moverse debajo de los gradientes hacia el estroma, sólo a través de canales (H^+) especiales acoplados a las enzimas sintasas de ATP (sintetizan ATP). Al igual que las turbinas que generan electricidad, las enzimas ligadas a los canales (H^+) captan la energía liberada por el flujo de (H^+) y la emplean para impulsar la síntesis de ATP a partir del ADP más fosfato (**FIGURA E7-2**). Aproximadamente se sintetiza una molécula de ATP por cada tres iones hidrógeno que pasan por el canal.

Los científicos están investigando todavía el funcionamiento preciso del canal de protones que sintetizan ATP. Sin embargo, este mecanismo general de síntesis de ATP fue propuesto en 1961 por el bioquímico inglés Peter Mitchell, quien lo llamó *quimiósmosis*, la cual ha demostrado ser el mecanismo generador de ATP en los cloroplastos, las mitocondrias (como veremos en el capítulo 8) y las bacterias. Por su brillante hipótesis, Mitchell fue galardonado con el Premio Nobel de química en 1978.

❶ La energía se libera conforme el agua fluye hacia abajo.
❷ La energía se aprovecha para hacer girar la turbina.
❸ La energía que se crea al girar la turbina se utiliza para generar electricidad.

FIGURA E7-1 La energía almacenada en un "gradiente" de agua puede emplearse para generar electricidad

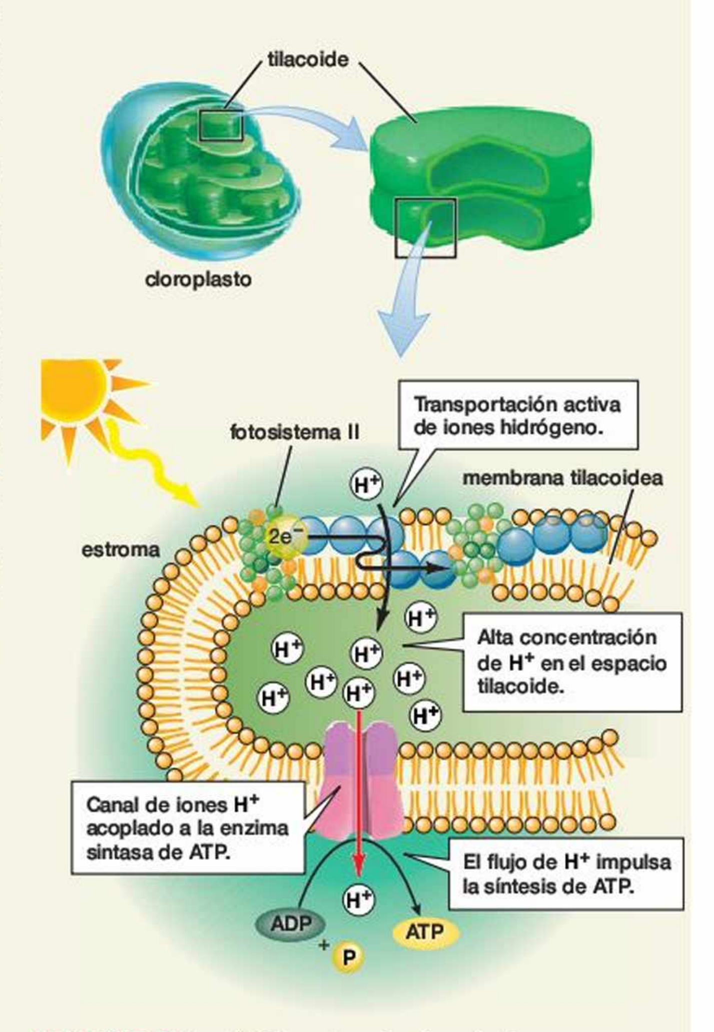


FIGURA E7-2 La quimiósmosis en los cloroplastos crea un gradiente H^+ y genera ATP al captar la energía almacenada en este gradiente

ma; en este punto, finalmente forman NADPH. Para mantener este flujo unidireccional de electrones, se debe abastecer de forma continua el centro de reacción del fotosistema II con electrones nuevos que remplacen los que cede. Estos electrones de remplazo provienen del agua (paso 9 en la figura 7-7; y figura 7-8 a la izquierda). En una serie de reacciones, las clorofilas del centro de reacción del fotosistema II atraen electrones de las moléculas de agua que están dentro del compartimento del tilacoide, lo cual hace que los enlaces de esas moléculas de agua se rompan:

$$H_2O \rightarrow {}^1/_2\, O_2 + 2\, H^+ + 2e^-$$

Por cada dos fotones captados por el fotosistema II, se expulsan dos electrones de la clorofila del centro de reacción y se remplazan con los dos electrones que se obtienen del rom-

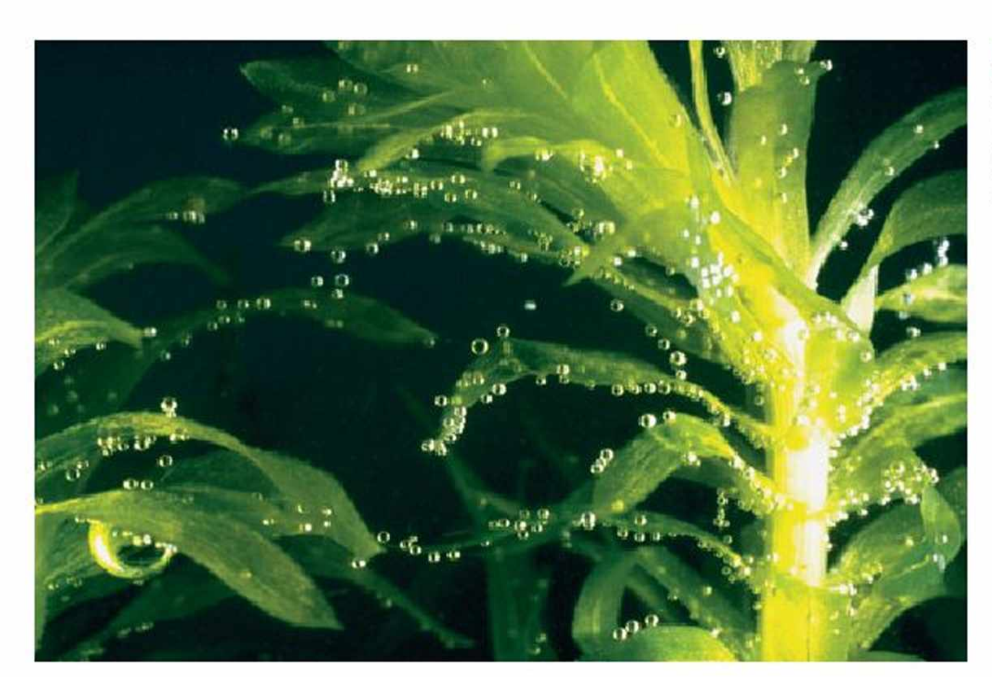


FIGURA 7-9 El oxígeno es un producto de la fotosíntesis
Las burbujas que se desprenden de las hojas de esta planta acuática (*Elodea*) son de oxígeno, un producto de la fotosíntesis.

pimiento de una molécula de agua. La pérdida de dos electrones del agua genera dos iones hidrógeno (H^+), los cuales se emplean para formar NADPH. A medida que se descomponen las moléculas de agua, sus átomos de oxígeno se combinan para formar moléculas de gas oxígeno (O_2). En su propia respiración celular, la planta puede usar directamente el oxígeno (véase el capítulo 8) o liberarlo hacia la atmósfera (FIGURA 7-9).

RESUMEN

Reacciones dependientes de la luz

- Los pigmentos de clorofila y carotenoide del fotosistema II absorben luz, la cual se utiliza para dar energía y arrojar electrones desde las moléculas de clorofila *a* del centro de reacción.
- Los electrones pasan a lo largo de la cadena transportadora de electrones adyacente, donde liberan energía. Alguna parte de ésta se emplea para crear un gradiente de ion hidrógeno a través de la membrana tilacoidea que se usa para impulsar la síntesis de ATP.
- Las clorofilas "carentes de electrones" del centro de reacción del fotosistema II remplazan sus electrones descomponiendo las moléculas de agua. El H^+ que resulta se usa en el NADPH y se genera gas oxígeno como un producto.
- La luz también es absorbida por el fotosistema I, el cual arroja electrones energéticos de sus clorofilas del centro de reacción.
- La cadena transportadora de electrones recoge estos electrones energéticos y su energía es captada por el NADPH.
- Los electrones perdidos por el centro de reacción del fotosistema I son remplazados por aquellos de la cadena transportadora de electrones del fotosistema II.
- Los productos de las reacciones dependientes de la luz son NADPH, ATP y O_2.

7.3 REACCIONES INDEPENDIENTES DE LA LUZ: ¿CÓMO SE ALMACENA LA ENERGÍA QUÍMICA EN LAS MOLÉCULAS DE GLUCOSA?

El ATP y el NADPH sintetizados durante las reacciones dependientes de la luz se disuelven en el estroma fluido que rodea los tilacoides. Ahí estas sustancias proporcionan la energía necesaria para sintetizar glucosa a partir de dióxido de carbono y agua —un proceso que requiere de enzimas, las cuales también están disueltas en el estroma. Las reacciones que finalmente producen glucosa se llaman reacciones independientes de la luz, porque se pueden efectuar sin la intervención de la luz siempre y cuando haya disponibles ATP y NADPH. Sin embargo, estas moléculas de alta energía necesarias para la síntesis de la glucosa están disponibles sólo si fueron recargadas por la luz. De modo que cualquier suceso que reduzca la disponibilidad de luz (como cuando hubiera mucho polvo, humo y cenizas, si un meteorito se impactara con la Tierra) disminuiría también la disponibilidad de estos compuestos de alta energía y, en consecuencia, se reduciría la capacidad de las plantas para sintetizar su alimento.

El ciclo C_3 capta dióxido de carbono

El proceso de captar seis moléculas de dióxido de carbono del aire y usarlas para sintetizar la glucosa (azúcar de seis carbonos) tiene lugar en una serie de reacciones conocidas como **ciclo de Calvin-Benson** (en honor a sus descubridores) o como **ciclo C_3**. Este ciclo requiere CO_2 (comúnmente del aire); el azúcar, *bifosfato de ribulosa* (RuBP); enzimas para catalizar cada una de sus múltiples reacciones; y energía en forma de ATP y NADPH, que las reacciones dependientes de la luz proporcionan.

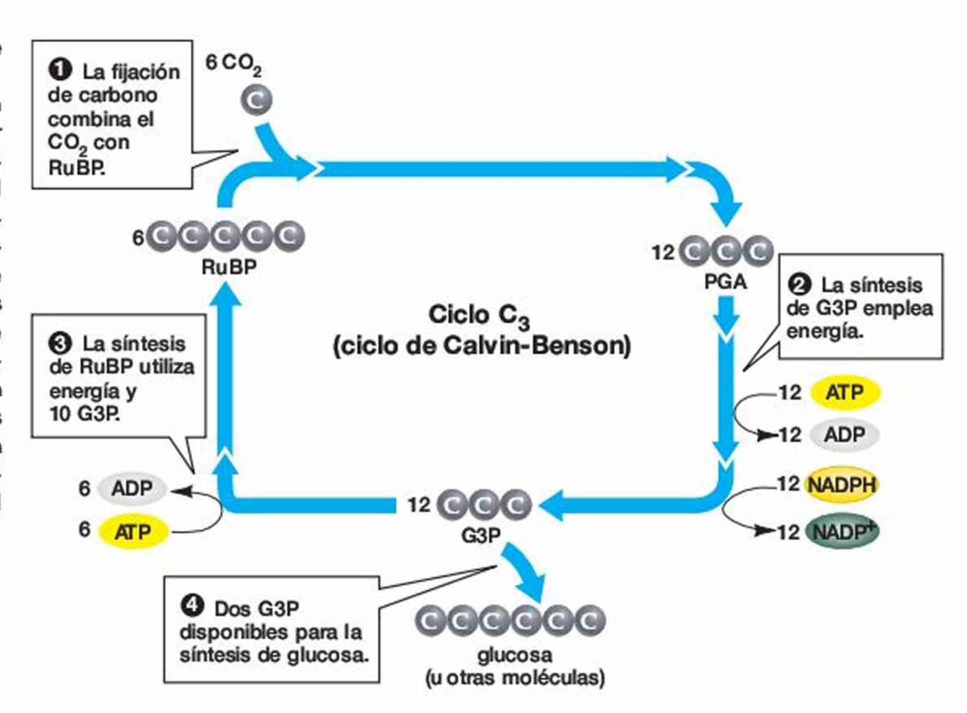


FIGURA 7-10 El ciclo C_3 de la fijación de carbono
① Seis moléculas de RuBP reaccionan con seis moléculas de CO_2 para formar 12 moléculas de PGA. Esta reacción es fijación de carbono: se capta carbono del CO_2 para introducirlo en moléculas orgánicas. ② La energía de 12 ATP y los electrones e hidrógenos de 12 NADPH se emplean para convertir las 12 moléculas de PGA en 12 de G3P. ③ La energía de seis moléculas de ATP se usa para reordenar diez de G3P como seis de RuBP, para completar una vuelta del ciclo C_3. ④ Dos moléculas de G3P está disponibles para sintetizar glucosa u otras moléculas orgánicas. El proceso en (4) tiene lugar fuera del cloroplasto y no forma parte del ciclo C_3.

Entenderás mejor el ciclo C_3 si mentalmente lo divides en las siguientes tres partes: fijación de carbono, síntesis del *gliceraldehido-3-fosfato* (G3P, que se emplea para sintetizar azúcar) y, por último, regeneración de RuBP. Lleva la cuenta del número de átomos de carbono a medida que vayas siguiendo el proceso que se muestra en la **FIGURA 7-10**. No olvides tampoco que toda la energía utilizada en este ciclo fue captada de la luz solar durante las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis.

1. *Fijación de carbono*. Durante la **fijación de carbono**, las plantas captan el dióxido de carbono e incorporan (fijan) los átomos de carbono a una molécula orgánica más grande. El ciclo C_3 usa una enzima llamada *rubisco* para combinar el carbono del dióxido de carbono con las moléculas de azúcar de cinco carbonos RuBP, para formar una molécula inestable de seis carbonos que inmediatamente se divide por la mitad y forma dos moléculas de tres carbonos de PGA (*ácido fosfoglicérico*). Los tres carbonos del PGA le dan su nombre al ciclo C_3 (paso ① de la figura 7-10).
2. *Síntesis de G3P*. En una serie de reacciones catalizadas por enzimas, la energía donada por el ATP y NADPH (que se generó en las reacciones dependientes de la luz) se utiliza para convertir PGA en G3P (paso ②).
3. *Regeneración de RuBP*. Mediante una serie de reacciones catalizadas por enzimas que requieren de energía de ATP, se emplea G3P para regenerar RuBP (paso ③) usado al inicio del ciclo. Las dos moléculas restantes de G3P se usarán para sintetizar glucosa y otras moléculas que necesita la planta (paso ④).

El carbono fijado durante el ciclo C_3 se utiliza para sintetizar glucosa

Puesto que el ciclo C_3 comienza con RuBP, agrega carbono del CO_2 y termina cada "ciclo" con RuBP, queda carbono sobrante del CO_2 captado. Empleando las cifras de la "contabilidad de carbono" más sencillas que se muestran en la figura 7-10, si comienzas y terminas un recorrido del ciclo con seis moléculas de RuBP, quedan dos moléculas de G3P sobrantes. En las reacciones independientes de la luz que tienen lugar fuera del ciclo C_3, estas dos moléculas G3P (con tres carbonos cada una) se combinan para formar una molécula de glucosa (con seis carbonos). La mayoría de éstas se usan después para formar sacarosa (azúcar de mesa, una molécula de almacenamiento, disacárida formada por una glucosa unida a una fructosa), o unidas en cadenas largas para formar almidón (otra molécula de almacenamiento) o celulosa (un componente principal de las paredes celulares de las plantas). La mayor parte de la síntesis de la glucosa a partir del G3P y la síntesis subsecuente de moléculas más complejas a partir de glucosa tienen lugar fuera del cloroplasto. Más tarde, las moléculas de glucosa podrán descomponerse durante la respiración celular para brindar energía a la planta.

RESUMEN

Reacciones independientes de la luz

- Para la síntesis de una molécula de glucosa mediante el ciclo C_3 seis moléculas de RuBP captan seis moléculas de CO_2. Una serie de reacciones impulsadas por la energía del ATP y NADPH (obtenida de las reacciones dependientes de la luz) produce 12 moléculas de G3P.
- Las moléculas de G3P se unen para formar una molécula de glucosa.
- La energía ATP se usa para regenerar seis moléculas RuBP de las 10 moléculas RuBP restantes.
- Las reacciones independientes de la luz generan glucosa y transportadores de energía agotada (ADP y $NADP^+$) que se recargarán durante las reacciones dependientes de la luz.

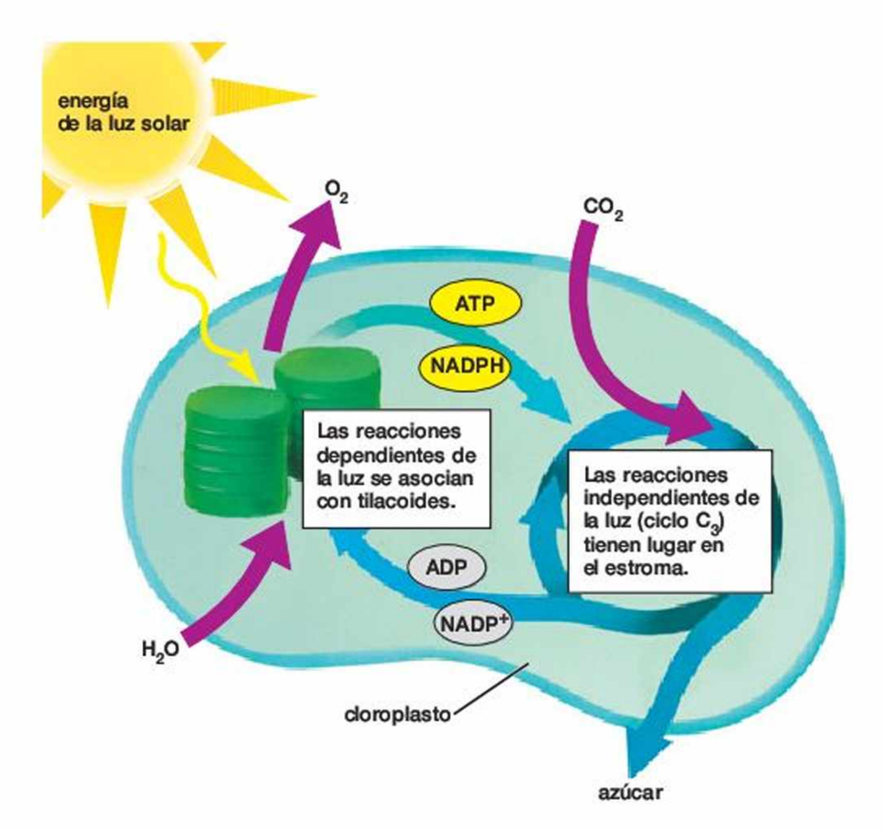


FIGURA 7-11 Resumen gráfico de la fotosíntesis

7.4 ¿QUÉ RELACIÓN HAY ENTRE LAS REACCIONES DEPENDIENTES E INDEPENDIENTES DE LA LUZ?

La **FIGURA 7-11** ilustra la relación entre las reacciones dependientes e independientes de la luz, al colocar cada una en su ubicación adecuada dentro del cloroplasto. Tanto la figura 7-11 como la figura 7-4 ilustran la interdependencia de estos dos conjuntos de reacciones en el proceso general de la fotosíntesis. En términos más sencillos, la parte "foto" de la fotosíntesis se refiere a la captación de energía luminosa mediante reacciones dependientes de la luz. La parte "síntesis" de la fotosíntesis se refiere a la síntesis de glucosa que se efectúa durante las reacciones independientes de la luz, usando la energía captada por las reacciones dependientes de la luz. En un planteamiento más detallado, las reacciones dependientes de la luz que tienen lugar en las membranas de los tilacoides utilizan energía luminosa para "cargar" las moléculas portadoras de energía ADP y $NADP^+$ y formar ATP y NADPH. Durante las reacciones independientes de la luz, las portadoras energizadas se mueven hacia el estroma, donde su energía impulsa el ciclo C_3. Esto produce G3P, que se usa para sintetizar glucosa y otros carbohidratos. Después, los transportadores agotados ADP y $NADP^+$ se vuelven a cargar usando las reacciones dependientes de la luz para convertirse en ATP y NADPH.

7.5 AGUA, CO_2 Y LA VÍA C_4

La fotosíntesis requiere luz y dióxido de carbono. Por ello, pensaríamos que una hoja ideal debería tener una área superficial grande para interceptar mucha luz solar, y también ser muy porosa para que el CO_2 entre en abundancia en la hoja desde el aire. En el caso de las plantas terrestres, sin embargo, la porosidad al aire también permite que el agua se evapore de la hoja con facilidad. La pérdida de agua por las hojas es una causa principal de tensión para las plantas terrestres y puede, incluso, llegar a ser fatal.

Muchas plantas han desarrollado hojas que constituyen una especie de compromiso entre obtener energía luminosa y CO_2 adecuados, y reducir la pérdida de agua. Estas hojas cuentan con una área superficial grande para interceptar la luz, un recubrimiento impermeable para reducir la evaporación, y poros ajustables (estomas), que difunden con facilidad el CO_2 del aire. En la mayoría de las hojas de las plantas, los cloroplastos se encuentran en las células del mesófilo y en los estomas (véase la figura 7-3 y la **FIGURA 7-12**). Cuando el abasto de agua es el adecuado, los estomas se abren y dejan que entre el CO_2. Si la planta está en peligro de secarse, los estomas se cierran y al hacerlo se reduce la evaporación; aunque esto tiene dos desventajas: disminuye la entrada de CO_2 y restringe la liberación de O_2 como producto de la fotosíntesis.

Cuando los estomas se cierran para conservar agua se lleva a cabo la derrochadora fotorrespiración

¿Qué sucede con la fijación de carbono cuando los estomas se cierran, los niveles de CO_2 bajan y los de O_2 suben? Por desgracia, la enzima rubisco que cataliza la reacción de RuBP con CO_2 no es muy selectiva: puede combinar tanto CO_2 como O_2 con RuBP (figura 7-12a), que es un ejemplo de inhibición competitiva. Cuando O_2 (en vez de CO_2) se combina con RuBP ocurre un proceso derrochador llamado **fotorrespiración**. Durante ésta (al igual que en la respiración celular) se consume O_2 y se genera CO_2. Sin embargo, a diferencia de la respiración celular, la fotorrespiración no produce energía celular útil y evita también que las reacciones independientes de la luz sinteticen glucosa. Así la fotorrespiración disminuye la capacidad de la planta para fijar carbono.

Todo el tiempo se efectúa algo de fotorrespiración, incluso en las condiciones óptimas. Pero si hay un clima cálido y seco, los estomas rara vez se abren; el CO_2 del aire no puede entrar, y el O_2 generado por la fotosíntesis no puede salir. En esta situación el O_2 no puede competir con el CO_2 por el sitio activo, por lo que predomina la fotorrespiración (véase la figura 7-12a). Las plantas, en especial las muy jóvenes y frágiles, pueden morir en un clima así porque no son capaces de captar suficiente energía para satisfacer sus necesidades metabólicas.

Tú podrías argumentar que la enzima rubisco es una de las más importantes sobre la Tierra, porque cataliza la reacción

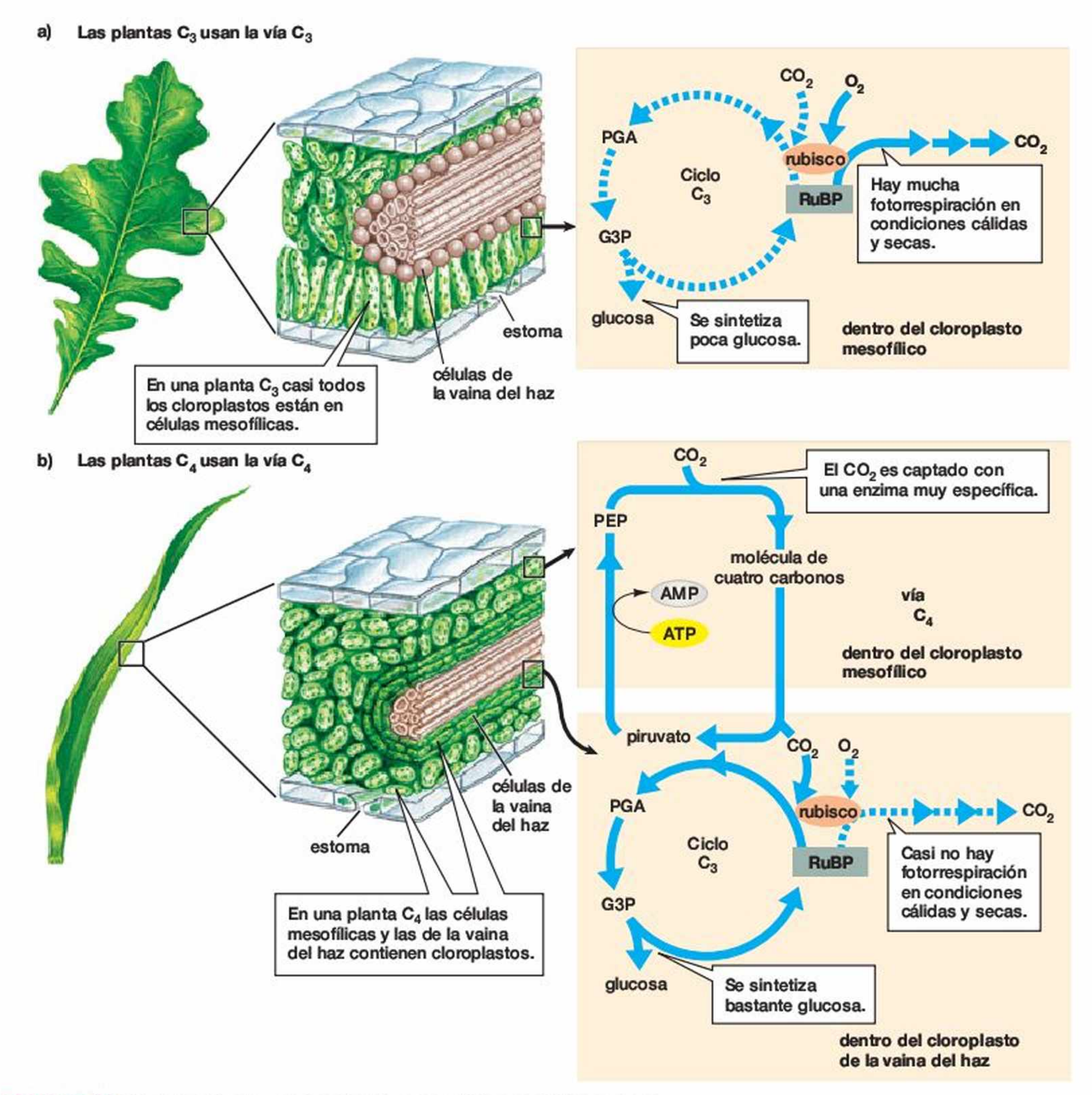


FIGURA 7-12 Comparación de plantas C_3 y C_4 en condiciones cálidas y secas
a) Con niveles bajos de CO_2 y altos de O_2 la fotorrespiración domina en las plantas C_3, porque la enzima rubisco hace que RuBP se combine con O_2 en vez de con CO_2. *b)* En las plantas C_4 el CO_2 se combina con PEP mediante una enzima más selectiva que se encuentra en las células mesofílicas, y el carbono se lanza a las células de la vaina del haz mediante una molécula de cuatro carbonos, la cual libera CO_2 ahí. Los niveles más altos de CO_2 permiten a la vía C_3 funcionar de manera eficiente en las células de la vaina del haz. Observa que se requiere energía del ATP para regenerar el PEP. **PREGUNTA: ¿Por qué las plantas C_3 tienen una ventaja sobre las plantas C_4 en condiciones que no son cálidas ni secas?**

mediante la cual el carbono entra a la biosfera, y que toda la vida está basada en el carbono. Pero, ¿por qué las plantas tienen tal enzima no selectiva e ineficiente? En la atmósfera primitiva de la Tierra, cuando evolucionó por primera vez la fotosíntesis, había mucho menos cantidad de oxígeno y mucho más de dióxido de carbono. Debido a que el oxígeno era escaso, existía muy poca presión selectiva por el sitio activo de la enzima para favorecer el dióxido de carbono sobre el oxígeno. Aunque en la atmósfera actual esto sería una mutación sumamente adaptativa, es aparente que nunca ha ocurrido. En cambio, en estos tiempos de tanta evolución, las plantas han desarrollado mecanismos para sortear la fotorrespiración derrochadora, aunque esto requiera varios pasos adicionales y el uso de energía.

ENLACES CON LA VIDA Tú vives gracias a las plantas

Al estudiar los detalles de la fotosíntesis, es fácil que te confundas por su complejidad y te preguntes por qué vale la pena estudiarla. Lo fundamental es que, sin la fotosíntesis, no estarías aquí para sentirte desconcertado por ella, ni tampoco estaría presente ninguna de las otras formas de vida que ves a tu alrededor en un día ordinario. Hace más de 2000 millones de años cuando, en las palabras del poeta Robinson Jeffers, las primeras bacterias "inventaron la clorofila y comían luz solar", inició la revolución en la evolución de la vida sobre la Tierra. Al captar la energía solar y al emplear el agua como una fuente de electrones, las bacterias por vez primera liberaron oxígeno hacia la atmósfera primitiva. Para muchos organismos no fotosintéticos, esto fue todo un desastre. El oxígeno es una molécula altamente reactiva que se combina fácilmente con las moléculas biológicas y las destruye. Los organismos unicelulares que se toparon primero con una atmósfera rica en oxígeno tenían tres "alternativas": morir, ocultarse o desarrollar mecanismos protectores. Las descendientes de tales bacterias que se ocultaron del oxígeno en los remotísimos tiempos han sobrevivido hasta la actualidad, y el oxígeno es aún mortal para ellas. Las otras, gracias a mutaciones, desarrollaron una maquinaria celular para aprovechar el poder reactivo del oxígeno, utilizándolo para generar más energía de las moléculas del alimento, como la glucosa producida durante la fotosíntesis. Estos eficientes organismos, amantes del oxígeno, dominaron rápidamente en la Tierra y fueron evolucionando en forma gradual en un gran número de seres vivos que habitan ahora en nuestro planeta, la mayoría de los cuales moriría si les faltara el oxígeno.

Nosotros no sólo dependemos del oxígeno producido por fotosíntesis, sino que toda la energía del alimento que ingerimos proviene de las plantas, la cual es captada de la luz solar. Y aun si tú llevas una dieta de hamburguesas con queso y bastante tocino, y pollo frito, la energía almacenada en estas grasas y proteínas animales proviene a final de cuentas del alimento de ellas: las plantas. Y aunque sólo comas atún, puedes seguirle la huella a la cadena alimentaria (y a la energía) de la que se alimentó el atún, hasta llegar a los organismos fotosintéticos marinos. De modo que la fotosíntesis nos proporciona el alimento y el oxígeno que necesitamos para "quemarlo". ¿Le has dado las gracias a las plantas hoy?

Las plantas C_4 reducen la fotorrespiración mediante un proceso de fijación de carbono en dos etapas

Una adaptación para reducir la fotorrespiración es el **ciclo C_4**, que es una vía de fijación de carbono de dos etapas. Las plantas que emplean esta vía, llamadas *plantas C_4*, prosperan en un clima relativamente cálido y seco. En estas plantas C_4 que incluyen el maíz y el garrachuelo, las células como las de la vaina del haz (además de las células mesofílicas y de los estomas) contienen también cloroplastos (figura 7-12b).

Los cloroplastos que están dentro de las células mesofílicas de las plantas C_4 contienen una molécula de tres carbonos llamada *fosfoenolpiruvato* (PEP) en vez de RuBP. El CO_2 reacciona con el PEP para formar moléculas intermediadoras de cuatro carbonos que dan su nombre a las plantas C_4. La reacción entre CO_2 y PEP es catalizada por una enzima que, a diferencia de la rubisco, es altamente específica para el CO_2 y que no se ve obstaculizada por altas concentraciones de O_2. Una molécula de cuatro carbonos se usa para transportar carbono desde las células mesofílicas hasta las células de la vaina del haz, donde se descompone, liberando CO_2. La alta concentración de CO_2 creada en las células de la vaina del haz (hasta 10 veces más alta que el CO_2 atmosférico) ahora permite al ciclo C_3 normal proceder con menos competencia de parte del oxígeno. Lo que queda de la molécula transportadora (una molécula de tres carbonos llamada piruvato) regresa a las células mesofílicas, donde se utiliza energía del ATP para regenerar la molécula de PEP del piruvato, lo cual permite que el ciclo continúe.

Las plantas C_3 y C_4 se adaptan a condiciones ambientales diferentes

Las plantas que usan el proceso C_4 para fijar carbono están obligadas a utilizar esta vía, que consume más energía para producir glucosa que la vía C_3. Las plantas C_4 tienen ventaja cuando la energía luminosa es abundante y no lo es el agua. Sin embargo, si el agua es abundante, lo cual permite a los estomas de las plantas C_3 permanecer abiertos y dejar entrar bastante cantidad de CO_2, o si los niveles de luz son bajos, la vía de fijación de carbono C_3 más eficiente resulta ventajosa para la planta.

En consecuencia, la plantas C_4 medran en desiertos y en regiones más cálidas y más secas en climas templados, donde la energía luminosa es abundante, pero el agua escasa. Las plantas que usan la fotosíntesis C_4 incluyen el maíz, la caña de azúcar, el sorgo, algunos pastos (incluido el garrachuelo) y ciertos tipos de cardos. Las plantas C_3 (que incluyen la mayoría de los árboles; granos cómo trigo, avena y arroz; y pastos como la poa pratense) tienen ventaja en climas frescos, húmedos y nublados, porque la vía C_3 es más eficiente en su consumo de energía. Estas diferentes adaptaciones explican por qué el exuberante césped de poa pratense (una planta C_3) podría verse invadido por el garrachuelo espigado (una planta C_4) durante un largo verano caluroso y seco.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

¿LOS DINOSAURIOS MURIERON POR FALTA DE LUZ SOLAR?

Los paleontólogos (científicos que estudian los fósiles) han establecido la extinción de aproximadamente 70 por ciento de todas las especies con base en la desaparición de sus fósiles al final del periodo cretácico. En lugares de todo el planeta, los investigadores han encontrado una delgada capa de arcilla depositada hace unos 65 millones de años; la arcilla tiene niveles casi 30 veces mayores que lo usual de un elemento poco abundante llamado *iridio*, que se encuentra en altas concentraciones en algunos meteoritos. La arcilla también contiene hollín como el que quedaría después de incendios muy extensos. ¿Un meteorito acabó con la vida de los dinosaurios? Muchos científicos piensan que así fue. Sin duda, los indicios del impacto de un meteorito enorme, fechado como de hace 65 millones de años, son muy claros en la península de Yucatán. No obstante, otros científicos creen que los cambios climáticos más graduales, tal vez por una actividad volcánica intensa, originaron condiciones que ya no sustentaban la vida de los enormes reptiles. Los volcanes también expulsan hollín y cenizas, y los niveles de iridio son más altos en el manto fundido de la Tierra que en su superficie, por lo que una actividad volcánica intensa también podría explicar la capa de iridio.

Ambas circunstancias reducirían considerablemente la cantidad de luz solar y afectarían de inmediato el ritmo de la fotosíntesis. Los herbívoros (animales que comen plantas) grandes como el *Triceratops*, que quizás hayan tenido que consumir cientos de kilos de vegetación al día, estarían en problemas si el crecimiento de las plantas sufriera una disminución importante. Los depredadores como el *Tyrannosaurus* que se alimentaban de herbívoros también sufrirían las consecuencias. En el cretácico, igual que ahora, la luz solar captada por la fotosíntesis brindaba energía a todas las formas de vida dominantes del planeta; una interrupción de este flujo vital de energía sería catastrófico.

Piensa en esto Diseña un experimento para probar los efectos sobre la fotosíntesis del bloqueo de la luz solar con hollín (como el que pudo haber cubierto la atmósfera terrestre después del impacto de un gigantesco meteorito). ¿Qué podrías medir para determinar las cantidades relativas de fotosíntesis que tuviera lugar en condiciones normales, en comparación con las anormales como en el caso del hollín?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

7.1 ¿Qué es la fotosíntesis?

La fotosíntesis capta la energía de la luz solar para convertir las moléculas inorgánicas de dióxido de carbono y agua en moléculas orgánicas de alta energía, como la glucosa. En las plantas la fotosíntesis se efectúa en los cloroplastos y sigue dos secuencias de reacción principales: las reacciones dependientes de la luz y las reacciones independientes de la luz.

Web tutorial 7.1 Fotosíntesis

7.2 Reacciones dependientes de la luz: ¿Cómo se convierte la energía luminosa en energía química?

Las reacciones dependientes de la luz se efectúan en los tilacoides. La luz estimula los electrones de las moléculas de clorofila *a* y transfiere esos electrones energéticos a las cadenas transportadoras de electrones. La energía de estos electrones impulsa tres procesos:

- *El fotosistema II genera ATP*. Parte de la energía de los electrones se utiliza para bombear iones hidrógeno al interior de los tilacoides. Por lo tanto, la concentración de iones hidrógeno es más alta ahí que en el estroma. Los iones hidrógeno bajan por este gradiente de concentración a través de enzimas sintasas de ATP de las membranas tilacoides y, al hacerlo, suministran la energía que impulsa la síntesis de ATP.
- *El fotosistema I genera NADPH*. Una parte de la energía en forma de electrones energéticos se agrega a las moléculas portadoras de electrones de $NADP^+$, para formar el portador altamente energético NADPH.
- *La descomposición del agua mantiene el flujo de electrones a través de los fotosistemas*. Parte de la energía se utiliza para dividir los enlaces de la moléculas de agua, generando así electrones, iones hidrógeno y oxígeno.

Web tutorial 7.2 Propiedades de la luz

Web tutorial 7.3 Quimiósmosis

7.3 Reacciones independientes de la luz: ¿Cómo se almacena la energía química en las moléculas de glucosa?

En el estroma de los cloroplastos, el ATP y el NADPH proporcionan la energía que impulsa la síntesis de GP3, que se emplea para generar glucosa a partir de CO_2 y H_2O. Las reacciones independientes de la luz se inician con un ciclo de reacciones químicas llamado ciclo de Calvin-Benson, o ciclo C_3. Este ciclo consta de tres partes principales: **1.** *Fijación de carbono*. Dióxido de carbono y agua se combinan con bifosfato de ribulosa (RuBP), para formar ácido fosfoglicérico (PGA). **2.** *Síntesis de G3P*. PGA se convierte a gliceraldehído-3-fosfato (G3P), usando energía del ATP y del NADPH. El G3P se emplea para sintetizar glucosa y otras moléculas importantes, como el almidón y la celulosa. **3.** *Regeneración de RuBP*. Diez moléculas de G3P se usan para regenerar seis moléculas de RuBP, utilizando la energía del ATP. Las reacciones independientes de la luz continúan con la síntesis de glucosa y otros carbohidratos incluidos la sacarosa, el almidón y la celulosa. Estas reacciones tienen lugar principalmente fuera del cloroplasto.

7.4 ¿Qué relación hay entre las reacciones dependientes e independientes de la luz?

Las reacciones dependientes de la luz producen el portador de energía ATP y el portador de electrones NADPH. La energía de estos portadores se consume en la síntesis de moléculas orgánicas durante las reacciones independientes de la luz. Los portadores agotados, ADP y $NADP^+$, regresan a las reacciones dependientes de la luz para recargarse.

7.5 Agua, CO_2 y la vía C_4

La enzima rubisco que cataliza la reacción entre RuBP y CO_2 cataliza también una reacción llamada fotorrespiración entre RuBP y O_2. Si la concentración de CO_2 baja demasiado o si la concentración de O_2 sube mucho, la fotorrespiración derrochadora, la cual evita la fijación de carbono y no genera ATP, puede exceder la fijación de carbono. Las plantas C_4 han desarrollado un paso adicional para la fijación de carbono que reduce al mínimo la fotorrespiración. En las células mesofílicas de estas plantas C_4, el CO_2 se combina con el ácido fosfoenolpirúvico (PEP) para formar una molécula de cuatro carbonos, la cual se modifica y se transporta al interior de las células de la vaina del haz adyacente, donde libera CO_2 manteniendo así una alta concentración de CO_2 en dichas células. Después este CO_2 se fija por medio del ciclo C_3.

TÉRMINOS CLAVE

cadena transportadora de electrones (ETC) *pág. 122*
carotenoides *pág. 121*
centro de reacción *pág. 121*
ciclo C_3 *pág. 125*
ciclo C_4 *pág. 129*
ciclo de Calvin-Benson *pág. 125*
clorofila *pág. 121*
estoma *pág. 118*
estroma *pág. 118*
fijación de carbono *pág. 126*
fotón *pág. 120*
fotorrespiración *pág. 127*
fotosíntesis *pág. 118*
fotosistemas *pág. 121*
quimiósmosis *pág. 123*
reacciones dependientes de la luz *pág. 120*
reacciones independientes de la luz *pág. 120*
tilacoide *pág. 119*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Escribe la ecuación general de la fotosíntesis. ¿Esta ecuación difiere entre las plantas C_3 y las plantas C_4?
2. Dibuja un diagrama simplificado de un cloroplasto y rotúlalo. Explica de manera específica cómo la estructura del cloroplasto está relacionada con su función.
3. Describe brevemente las reacciones dependientes e independientes de la luz. ¿En qué parte del cloroplasto tiene lugar cada una de ellas?
4. ¿Cuál es la diferencia entre la fijación de carbono de las plantas C_3 y en las C_4? ¿En qué condiciones cada mecanismo de fijación de carbono funciona con mayor eficacia?
5. Describe el proceso de la quimiósmosis en los cloroplastos, siguiendo la huella del flujo de energía de la luz solar al ATP.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Muchos prados y campos de golf se siembran con poa pratense, una planta C_3. En primavera, ésta crece de forma exuberante. En verano, es común que aparezca el garrachuelo, una maleza que es una planta C_4 y que se extiende rápidamente. Explica esta serie de sucesos, dadas las condiciones climáticas normales de primavera y verano, así como las características de las plantas C_3 y C_4.
2. Supón que se realiza un experimento donde a la planta I se le suministra dióxido de carbono normal, pero con agua que contiene átomos de oxígeno radiactivos. A la planta II se le suministra agua normal, pero dióxido de carbono que contiene átomos de oxígeno radiactivos. Se permite a cada planta efectuar la fotosíntesis y se mide la cantidad de radiactividad del gas oxígeno y los azúcares producidos. ¿Qué planta esperarías que produjera azúcares radiactivos y cuál gas oxígeno radiactivo? ¿Por qué?
3. Tú vigilas continuamente la producción fotosintética de oxígeno por la hoja de una planta alumbrada con luz blanca. Explica qué sucederá (y por qué) si colocas un filtro *a*) rojo *b*) azul y *c*) verde entre la fuente de luz y la hoja.
4. Una planta se coloca en una atmósfera sin CO_2 bajo luz intensa. ¿Las reacciones dependientes de la luz seguirán generando indefinidamente ATP y NADPH? Explica cómo llegaste a tu conclusión.
5. Te piden que te presentes ante la Comisión de Hacienda de la Cámara de Diputados para explicar por qué la Secretaría de Agricultura debe seguir financiando las investigaciones sobre fotosíntesis. ¿Cómo justificarías el gasto de producir, por medio de la ingeniería genética, la enzima que cataliza la reacción de RuBP con CO_2 y evitar que el RuBP reaccione con el oxígeno, además de con el CO_2? ¿Qué beneficios prácticos tendría esta investigación?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Bazzazz, F. A. y Fajer, E. D., "Plant Life in a CO_2-Rich World". *Scientific American,* enero de 1992. La quema de combustibles fósiles está elevando los niveles de CO_2 de la atmósfera. Este incremento podría alterar el equilibrio entre las plantas C_3 y C_4.

George, A., "Photosynthesis". *American Scientist,* abril de 2005. Uno de las más grandiosos inventos de la vida.

Grodzinski, B., "Plant Nutrition and Growth Regulation by CO_2 Enrichment". *BioScience*, 1992. El autor explica cómo los niveles altos de CO_2 influyen en el metabolismo de las plantas.

Kring, D. A. y Durda, D. D., "The Day the World Burned". *Scientific American,* diciembre de 2003. Describe los incendios destructivos que siguieron después del impacto del meteorito que acabó con la vida de los dinosaurios.

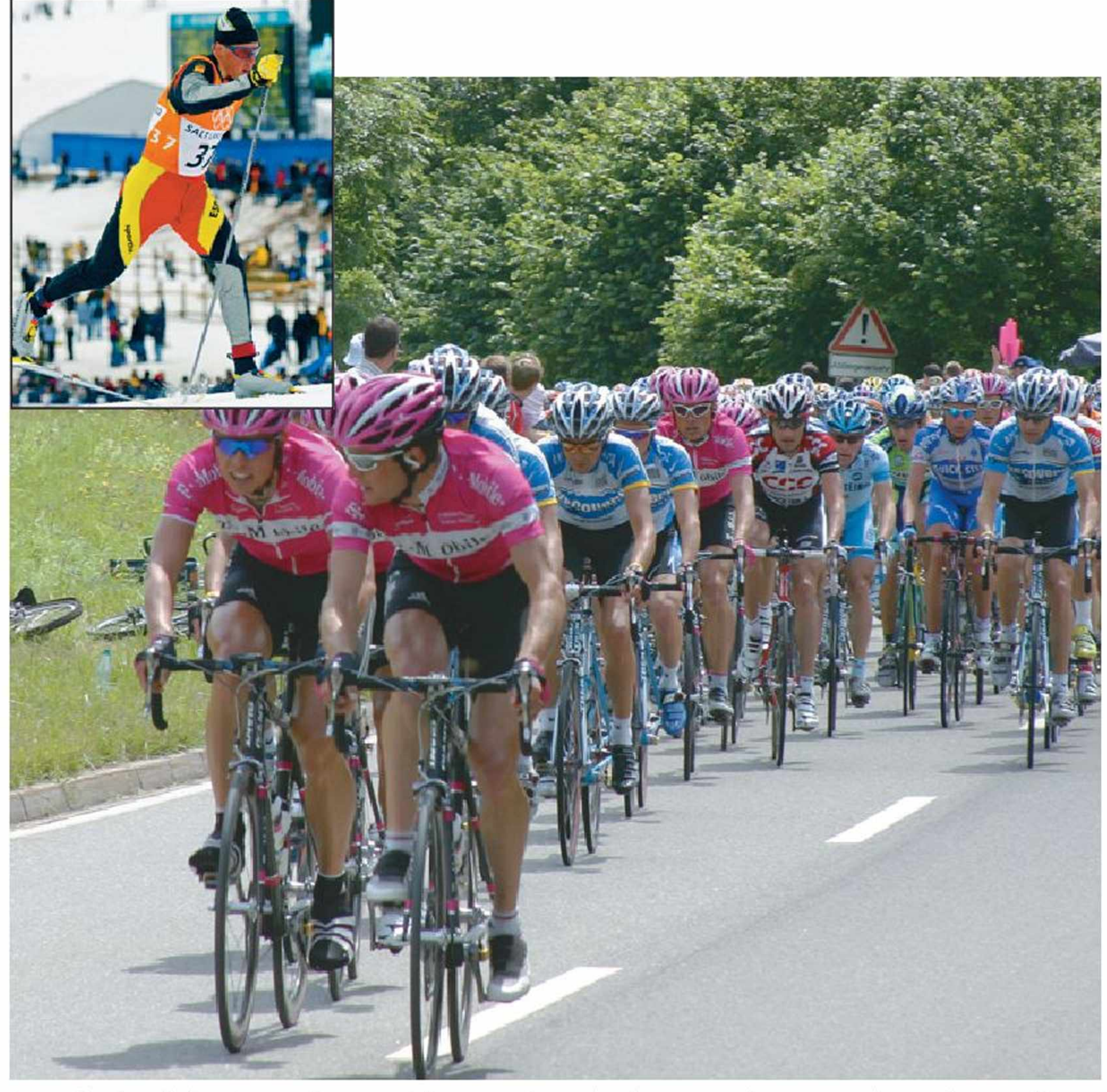
Monastersky, R., "Children of the C_4 World". *Science News*, 3 de enero de 1998. ¿Qué papel desempeñó en la evolución humana un cambio en la vegetación global hacia la fotosíntesis de plantas C_4?

Mooney, H. A., Drake, B. G., Luxmoore, R. J., Oechel, W. C. y Pitelka, L. F., "Predicting Ecosystems' Response to Elevated CO_2 Concentrations". *BioScience,* 1994. ¿Qué efectos tendrá sobre los ecosistemas el enriquecimiento de la atmósfera con CO_2 debido a las actividades humanas?

Robbins, M. W., "The Promise of Pond Scum". *Discover*, octubre de 2005. ¿Podemos aprovechar la energía almacenada por las algas fotosintéticas para sustituir a los combustibles fósiles?

CAPÍTULO

8 Obtención de energía: Glucólisis y respiración celular



Los músculos de las piernas de estos ciclistas requieren de glucosa y oxígeno para obtener la energía que necesitan. (Imagen en recuadro) Johann Mühlegg es uno de los atletas de élite penalizados por aumentar artificialmente el suministro de oxígeno a sus células para mejorar el desempeño atlético.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Cuando los atletas aumentan el número de glóbulos rojos: ¿tienen éxito quienes engañan?

8.1 ¿Cómo obtienen energía las células?

La fotosíntesis es la última fuente de energía celular

La glucosa es una molécula clave en el almacenamiento de energía

Descripción general de la descomposición de la glucosa

8.2 ¿Cómo se capta la energía en glucosa durante la glucólisis?

La glucólisis "descompone" la glucosa en piruvato y libera energía química

En ausencia de oxígeno, la fermentación sigue a la glucólisis

De cerca: Glucólisis

8.3 ¿Cómo logra la respiración celular captar energía adicional de la glucosa?

La respiración celular en las células eucarióticas se realiza en las mitocondrias

Enlaces con la vida: Un tarro de vino, una rebanada de pan y un tazón de col agria

El piruvato se "descompone" en la matriz mitocondrial liberando más energía

Los electrones de alta energía viajan a través de la cadena de transporte de electrones

De cerca: Reacciones de la matriz mitocondrial

La quimiósmosis capta la energía almacenada en un gradiente de iones hidrógeno y produce ATP

8.4 Recapitulación

Un resumen de la "descomposición" de la glucosa en las células eucarióticas

La glucólisis y la respiración celular influyen en el funcionamiento de los organismos

Guardián de la salud: ¿Por qué aumentamos de peso si ingerimos azúcar?

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Cuando los atletas aumentan el número de glóbulos rojos: ¿tienen éxito quienes engañan?

ESTUDIO DE CASO

CUANDO LOS ATLETAS AUMENTAN EL NÚMERO DE GLÓBULOS ROJOS: ¿TIENEN ÉXITO QUIENES ENGAÑAN?

MILES DE ESPECTADORES gritaban entusiasmados cuando los primeros participantes en la carrera de esquí a campo traviesa entraron en la recta final en los Juegos Olímpicos de Invierno 2002. Conforme la agotadora carrera se aproximaba a su fin, los esquiadores se veían claramente exhaustos, luchando por obtener energía para un último esfuerzo. Sin embargo, uno de ellos se veía muy fuerte: Johann Mühlegg, competidor de España, se colocó al frente de los demás, para terminar casi 15 segundos antes que el esquiador que quedó en segundo lugar. El triunfo de Mühlegg duró poco: casi tan pronto como terminó la carrera, fue despojado de sus medallas y expulsado de los juegos. ¿Su ofensa? Practicar doping.

El doping es la administración de sustancias que aumentan la resistencia física de una persona incrementando la capacidad de la sangre para transportar oxígeno. Mühlegg logró esto inyectándose darbepoetina. Este fármaco simula el efecto de la hormona natural eritropoyetina (Epo), que también se administra en prácticas de doping. La eritropoyetina está presente en el cuerpo humano normal, donde estimula la médula ósea para producir más glóbulos rojos. Un cuerpo saludable produce suficiente Epo para garantizar que los glóbulos rojos sean remplazados conforme envejecen y mueren. Sin embargo, una inyección de Epo estimula la producción de una enorme cantidad adicional de glóbulos rojos, que incrementan la capacidad de la sangre para transportar oxígeno.

¿Las inyecciones de Epo realmente mejoran la resistencia? En un estudio, los investigadores asignaron 20 sujetos a uno de dos grupos, uno de los cuales recibió inyecciones de Epo. Después de cuatro semanas, los sujetos se sometieron a pruebas de resistencia y de consumo de oxígeno durante el ejercicio físico. Los individuos en el grupo al que se administró Epo tuvieron mayor resistencia y consumieron más oxígeno durante el ejercicio que los sujetos en el grupo control. Los investigadores concluyeron que las inyecciones de Epo mejoran la resistencia e incrementan la capacidad del cuerpo para transportar oxígeno.

¿Por qué la resistencia se mejora cuando hay moléculas adicionales de oxígeno en el torrente sanguíneo? Piensa en esta pregunta conforme examinamos el papel del oxígeno en el suministro de energía a las células musculares.

8.1 ¿CÓMO OBTIENEN ENERGÍA LAS CÉLULAS?

Las células requieren un suministro continuo de energía para realizar una multitud de reacciones metabólicas indispensables para la supervivencia. Sin embargo, para iniciar una reacción, la energía debe estar en una forma que se pueda utilizar; por lo general, esto significa que debe estar almacenada en enlaces de moléculas portadoras de energía, especialmente en **trifosfato de adenosina (ATP).** Algunas de las reacciones más importantes en las células son aquellas que transfieren energía de las moléculas que la almacenan, como la glucosa, a las moléculas portadoras, como el ATP.

La fotosíntesis es la última fuente de energía celular

Como vimos en el capítulo 7, los organismos fotosintéticos captan y almacenan la energía de la luz solar en glucosa. Si bien la fotosíntesis produce algunos ATP, las plantas almacenan buena parte de la energía resultante de la fotosíntesis como azúcar. Como todas las células eucarióticas, las de las plantas tienen mitocondrias y dependen de la "descomposición" de la glucosa (respiración) para obtener la energía que necesitan para mantenerse con vida. Durante la "descomposición" de la glucosa se libera la energía solar que las plantas captaron originalmente a través de la fotosíntesis y la utilizan para producir ATP. Las ecuaciones químicas de la formación de glucosa por fotosíntesis y del metabolismo completo de la glucosa (respiración aerobia) para constituir de nuevo CO_2 y H_2O (los reactivos originales de la fotosíntesis) son casi perfectamente simétricas:

Fotosíntesis:

$$6\,CO_2 + 6H_2O + \text{energía solar} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + \text{energía calorífica}$$

Metabolismo completo de la glucosa (respiración aerobia):

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6\,CO_2 + 6H_2O + \text{energía química (ATP)} + \text{energía calorífica}$$

Como recordarás de nuestra exposición de la segunda ley de la termodinámica (capítulo 6), con cada reacción que ocurre, la energía en forma útil disminuye y se genera calor. Aunque más de la mitad de la energía producida por la "descomposición" de glucosa se libera en forma de calor, las células son sumamente eficientes al captar la energía química, atrapando alrededor del 40 por ciento de la energía en forma de glucosa como ATP. Si las células fueran tan ineficientes como nuestros motores a gasolina (25 por ciento o menos), los animales necesitarían comer vorazmente para permanecer activos y los atletas que participan en carreras de larga distancia ¡tendrían que detenerse para comer!

La glucosa es una molécula clave en el almacenamiento de energía

La mayoría de las células pueden metabolizar una variedad de moléculas orgánicas para producir ATP. En este capítulo nos centraremos en la "descomposición" de la glucosa por tres razones. Primera, prácticamente todas las células metabolizan la glucosa para obtener energía, por lo menos parte del tiempo. Algunas, como las células nerviosas del cerebro, dependen casi por completo de la glucosa como fuente de energía. Segunda, el metabolismo de la glucosa es menos complejo que el metabolismo de la mayoría de las demás moléculas orgánicas. Por último, cuando utilizan otras moléculas orgánicas como fuentes de energía, las células por lo general convierten primero las moléculas en glucosa o en otros compuestos que siguen el camino del metabolismo de ésta (véase "Guardián de la salud: ¿Por qué aumentamos de peso si ingerimos azúcar?", más adelante en este capítulo).

Descripción general de la descomposición de la glucosa

La **FIGURA 8-1** resume las etapas principales del metabolismo de la glucosa en las células eucarióticas. Las reacciones iniciales para "descomponer" la glucosa se conocen en conjunto como **glucólisis** (del griego "separar lo dulce"). La glucólisis, que ocurre en el citosol y no requiere de oxígeno, "descompone" la glucosa en piruvato, captando la energía en dos moléculas de ATP. Si no hay oxígeno presente (condiciones anaeróbicas), la glucólisis va seguida de la fermentación, que no produce energía química adicional. Durante la fermentación, el piruvato se convierte ya sea en lactato, o bien, en etanol y CO_2.

Si hay oxígeno presente (condiciones aeróbicas), la mayoría de los seres vivos utilizan un proceso llamado *respiración celular* para "descomponer" el piruvato en dióxido de carbono y agua. En las células eucarióticas (hongos, protistas, plantas y animales), la respiración celular se efectúa en las mitocondrias. Al igual que la fotosíntesis, la respiración celular produce ATP y electrones de alta energía que viajan a través de una *cadena transportadora de electrones* (ETC, por las siglas de *electron transport chain*). En la respiración celular, el oxígeno actúa como el aceptor final de electrones, combinándose con los electrones y los iones hidrógeno para formar agua. La respiración celular capta mucho más energía que la glucólisis, al producir 34 o 36 moléculas adicionales de ATP, dependiendo del tipo de célula.

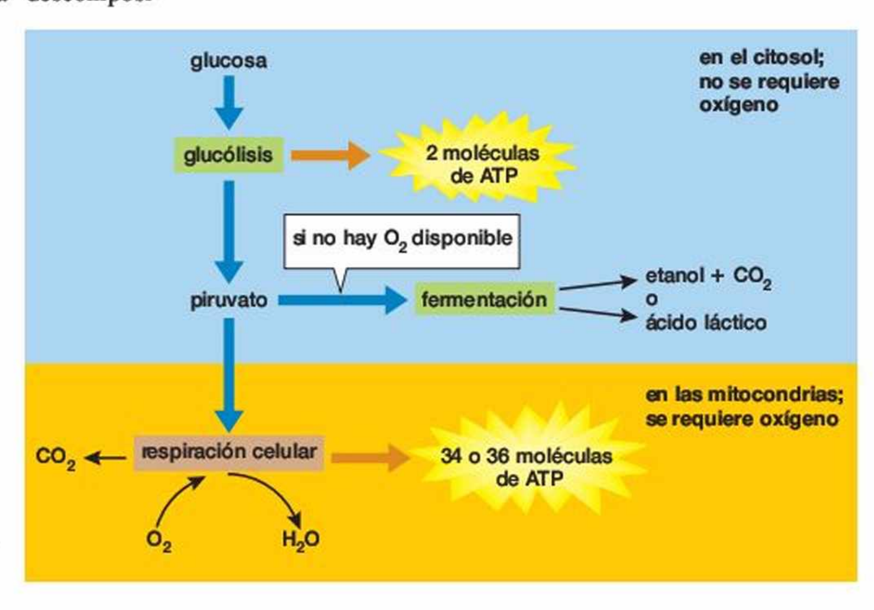


FIGURA 8-1 Resumen del metabolismo de la glucosa

8.2 ¿CÓMO SE CAPTA LA ENERGÍA DE LA GLUCOSA DURANTE LA GLUCÓLISIS?

La glucólisis "descompone" la glucosa en piruvato y libera energía química

En esencia, la glucólisis se realiza en dos etapas (cada una con varias reacciones): ① la activación de la glucosa y ② la obtención de energía (**FIGURA 8-2**). Antes de que la glucosa se "descomponga", es necesario activarla, un proceso que demanda energía. Durante la activación, una molécula de glucosa sufre dos reacciones catalizadas por enzimas, cada una de las cuales consume energía del ATP. Estas reacciones transforman una molécula de glucosa relativamente estable en una molécula "activada", sumamente inestable, de *bifosfato de fructosa* (figura 8-2, izquierda). La fructosa es una molécula similar a la glucosa; el término *bifosfato* se refiere a los dos grupos fosfato adquiridos de las moléculas de ATP. La formación de bifosfato de fructosa le cuesta a la célula dos moléculas de ATP, pero esta inversión inicial de energía es necesaria para producir mayores rendimientos de energía a la larga. Como buena parte de la energía del ATP se almacena en los enlaces de los grupos fosfato del azúcar, el bifosfato de fructosa es una molécula inestable.

En las reacciones de obtención de energía, el bifosfato de fructosa se separa en dos moléculas de tres carbonos de gliceraldehído-3-fosfato (G3P; véase la figura 8-2, derecha; recuerda que el G3P también se forma durante el ciclo C_3 de la fotosíntesis). Cada molécula de G3P, que retiene un fosfato con su enlace de alta energía, experimenta una serie de reacciones que la convierten en piruvato. Durante estas reacciones se generan dos ATP por cada G3P, para dar un total de cuatro ATP. Puesto que se usaron dos ATP para activar la molécula de glucosa en la primera etapa, la ganancia neta es de sólo dos ATP por molécula de glucosa. En la otra etapa en el camino de G3P a piruvato, se agregan dos electrones de alta energía y un ion hidrógeno al portador de electrones "vacío", NAD^+, para convertirlo en NADH, la molécula portadora de electrones de alta energía. Como se producen dos moléculas de G3P por molécula de glucosa, dos moléculas portadoras de NADH se forman cuando esas moléculas de G3P se conviertan en piruvato. Para conocer más acerca de las reacciones completas de la glucólisis, véase "De cerca: Glucólisis".

RESUMEN

Glucólisis

- Cada molécula de glucosa se "descompone" en dos moléculas de piruvato.
- Durante estas reacciones, se forman dos moléculas de ATP y dos portadores de electrones de alta energía NADH.

En ausencia de oxígeno, la fermentación sigue a la glucólisis

Se considera que la glucólisis es uno de los procesos bioquímicos primigenios, puesto que se realiza en cada ser vivo del planeta. Los científicos tienen la hipótesis de que las primeras formas de vida aparecieron en condiciones anaeróbicas (antes de la evolución de la fotosíntesis que permite liberar oxígeno) y que probablemente dependían de la glucólisis para la obtención de energía. Muchos microorganismos aún prosperan en lugares donde el oxígeno es escaso o inexistente, como el estómago y el intestino de los animales (y de los seres humanos), a cierta profundidad del suelo o en ciénagas y pantanos. Algunos microorganismos se envenenan con el oxígeno y dependen por completo del ineficiente proceso de la glucólisis para satisfacer sus necesidades de energía. Incluso algunas de las células de nuestro cuerpo —y las de algunos animales— deben sobrevivir sin oxígeno durante periodos breves. En condiciones anaeróbicas, el piruvato se convierte en lactato o etanol mediante el proceso llamado **fermentación**.

La fermentación no produce más ATP, pero es necesaria para regenerar las moléculas portadoras de electrones de alta energía NAD^+, que se reutilizan durante la glucólisis y deben estar disponibles para que ésta continúe. Las moléculas portadoras de electrones como el NAD^+ captan energía aceptando electrones energéticos. Una diferencia importante entre la "descomposición" de la glucosa en condiciones aeróbicas y anaeróbicas reside en la forma en que se utilizan estos electrones de alta energía. Durante la respiración celular y en pre-

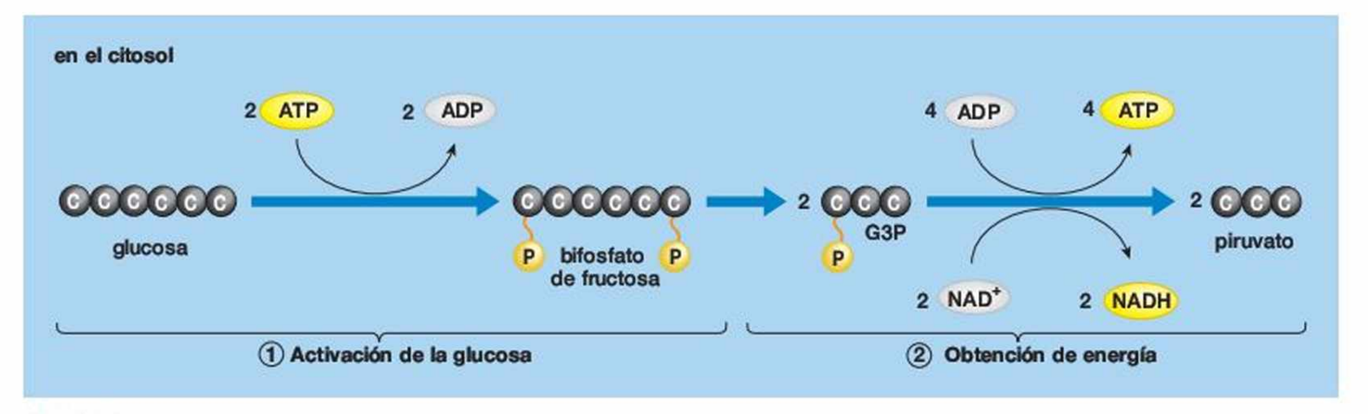
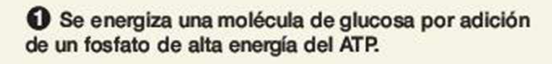


FIGURA 8-2 Principios de la glucólisis
① Activación de la glucosa: la energía de dos moléculas de ATP se usa para convertir la glucosa en bifosfato de fructosa, que es sumamente reactivo y se desdobla en dos moléculas reactivas de G3P. ② Obtención de energía: las dos moléculas de G3P sufren una serie de reacciones que generan cuatro moléculas de ATP y dos de NADH. Así, la glucólisis da por resultado la producción neta de dos moléculas de ATP y dos de NADH por molécula de glucosa.

La glucólisis es una serie de reacciones catalizadas por enzimas que "descomponen" una molécula de glucosa en dos moléculas de piruvato. Para facilitar el seguimiento de las reacciones, en la **FIGURA E8-1** se muestran sólo los "esqueletos de carbono" de la glucosa y de las moléculas que se producen durante la glucólisis. Cada flecha azul representa una reacción catalizada por al menos una enzima.


❶ Se energiza una molécula de glucosa por adición de un fosfato de alta energía del ATP.

❷ La molécula sufre un cambio para formar fructosa-6-fosfato.

❸ A continuación se incorpora un segundo fosfato de otro ATP.

❹ La molécula resultante, fructosa-1,6-bisfosfato, se divide en dos moléculas de tres carbonos cada una, una de DHAP (fosfato de dihidroxiacetona) y una de G3P. Cada una está ligada a un fosfato.

❺ El DHAP se convierte en G3P. A partir de este punto, hay dos moléculas de G3P que sufren idénticas reacciones.

❻ Cada G3P sufre dos reacciones casi simultáneas. Se donan dos electrones y un ion hidrógeno al NAD^+ para formar el portador energizado NADH, y se une un fosfato inorgánico (P) al esqueleto de carbono mediante un enlace de alta energía. Las moléculas resultantes de ácido 1,3-difosfoglicerato tienen dos fosfatos de alta energía.

❼ Se transfiere un fosfato de cada ácido difosfoglicerato al ADP para formar ATP y producir dos ATP netos. Esta transferencia compensa los dos ATP iniciales consumidos en la activación de la glucosa.

❽ Luego de una transformación más, se transfiere el segundo fosfato de cada fosfoenolpiruvato a ADP para formar ATP, quedando piruvato como producto final de la glucólisis. Hay una ganancia neta de dos ATP por cada molécula de glucosa.

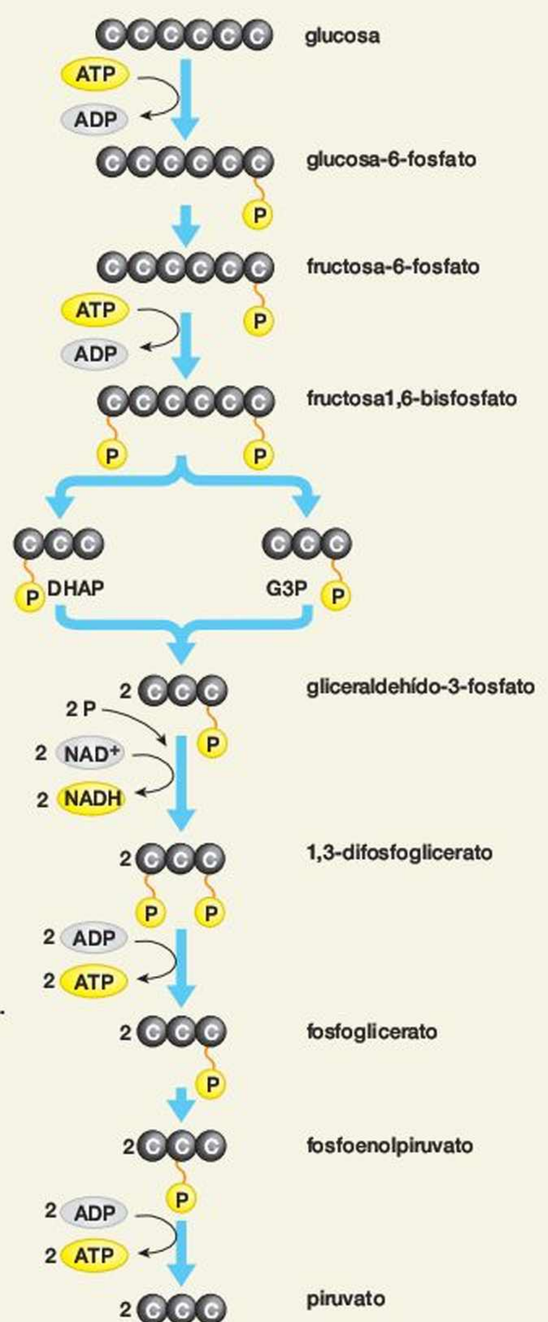


FIGURA E8-1 Glucólisis

sencia de oxígeno (situación que se describirá más adelante), los portadores de electrones incorporan estos electrones a la cadena de transporte, que requiere oxígeno para aceptarlos conforme abandonan la cadena. Este proceso da por resultado la producción de una gran cantidad de ATP. Sin embargo, en ausencia de oxígeno, el piruvato actúa como aceptor de los electrones del NADH y produce etanol o lactato por fermentación.

En condiciones anaeróbicas, el NADH no se utiliza para producir ATP; de hecho, convertir NAD^+ en NADH es un medio para deshacerse de los iones hidrógeno y los electrones producidos durante la "descomposición" de glucosa en piru-

vato. Pero el NAD^+ se consume conforme acepta electrones y iones hidrógeno para convertirse en NADH. Sin una forma de regenerar el NAD^+, tan pronto como se agotara la provisión, la glucólisis tendría que interrumpirse y la obtención de energía se detendría, lo que provocaría de inmediato la muerte del organismo. La fermentación resuelve este problema al hacer posible que el piruvato actúe como aceptor final de los electrones y iones hidrógeno del NADH. De esta forma, se regenera el NAD^+ para utilizarlo en glucólisis posteriores. Algunos microorganismos están desprovistos de enzimas para la respiración celular; algunos fermentan la glucosa, incluso en presencia de oxígeno, y otros, de hecho, se envenenan con el oxígeno.

Existen dos tipos principales de fermentación: uno de ellos transforma el piruvato en lactato y el otro convierte el piruvato en etanol y dióxido de carbono.

Algunas células fermentan el piruvato para formar lactato

La fermentación del piruvato para formar lactato se llama *fermentación del ácido láctico*; en el citosol, el ácido láctico se ioniza para formar lactato. La fermentación del ácido láctico se lleva a cabo en los músculos al hacer un ejercicio vigoroso, como cuando un ciervo huye de un lobo, o en los músculos de un corredor que aprieta el paso para alcanzar la meta (FIGURA 8-3a), o cuando te apresuras para llegar a clase luego de haberte quedado dormido en la mañana.

Aunque los músculos que trabajan necesitan ATP en abundancia y la respiración celular genera mucho más ATP que la glucólisis, la respiración celular está limitada por la capacidad del organismo para suministrar oxígeno (respirando, por ejemplo). En ocasiones, cuando se hace un ejercicio vigoroso, no es posible introducir suficiente aire en los pulmones y suficiente oxígeno en la sangre para suministrar a los músculos el oxígeno necesario para que la respiración celular satisfaga todas sus necesidades de energía. Por eso algunos atletas, en su afán por ganar una competencia, recurren a sustancias ilegales para aumentar su capacidad para transportar oxígeno en la sangre.

Cuando se les priva del oxígeno necesario, los músculos no dejan de trabajar de inmediato. Después de todo, la mayoría de los animales realizan ejercicio vigoroso cuando pelean, huyen o persiguen a sus presas; en todas estas actividades, su capacidad para continuar sólo un poco más puede hacer la diferencia entre la vida y la muerte. Así que la glucólisis prosigue por un tiempo para suministrar sus escasas dos moléculas de ATP por glucosa y generar piruvato y NADH. Después, para regenerar el NAD^+, las células musculares fermentan




a)





b)

FIGURA 8-3 Fermentación
a) Durante el esfuerzo final de un corredor, el aparato respiratorio y el sistema circulatorio no pueden suministrar oxígeno a los músculos de sus piernas con la rapidez suficiente para satisfacer la demanda de energía, por lo que la glucólisis debe proveer el ATP. En los músculos, la fermentación del ácido láctico sigue a la glucólisis cuando no hay oxígeno disponible. ***b)*** El pan se esponja cuando las levaduras fermentadoras liberan CO_2, lo que convierte la glucosa en etanol. La masa de la izquierda se elevó al doble de su volumen, como se observa en la imagen de la derecha, en unas cuantas horas. **PREGUNTA: Algunas especies de bacterias utilizan la respiración aeróbica, mientras que otras realizan la respiración anaeróbica (fermentación). En un ambiente rico en oxígeno, ¿alguno de los dos tipos tendría una ventaja competitiva? ¿Y en un ambiente deficiente en oxígeno?**

moléculas de piruvato para convertirlas en lactato, usando los electrones y iones hidrógeno del NADH (FIGURA 8-4).

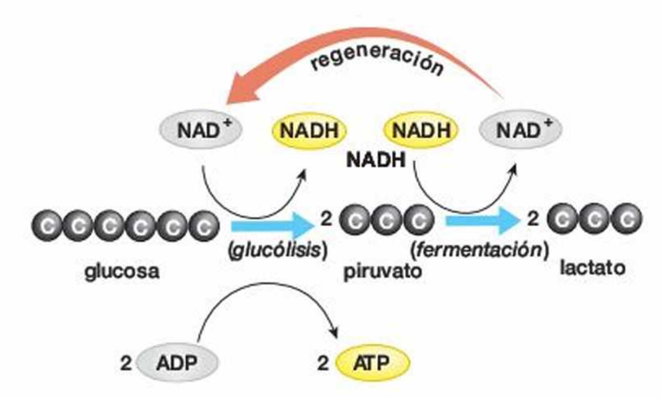


FIGURA 8-4 Glucólisis seguida por fermentación del lactato

Si respiras fuerte después de correr para llegar a tiempo a clase, tus pulmones trabajan para obtener suficiente oxígeno, de manera que tus músculos cambien a la respiración celular aerobia. Conforme el oxígeno se repone, el lactato producido al acelerar se transporta hacia el hígado a través de la sangre; ahí se convierte de nuevo en piruvato. Parte de este piruvato se "descompone" después mediante la respiración celular aerobia en dióxido de carbono y agua, captando energía adicional.

Varios microorganismos también utilizan la fermentación del ácido láctico, incluidas las bacterias que convierten la leche en yogur, crema agria y queso. Como sabes, los ácidos tienen un sabor agrio, ya que el ácido láctico da su sabor característico a estos alimentos. (El ácido también modifica las proteínas de la leche, al alterar su estructura tridimensional y adelgazarla).

Otras células fermentan el piruvato para transformarlo en alcohol

Muchos microorganismos utilizan otro tipo de fermentación para regenerar el NAD^+ en condiciones anaeróbicas: la *fermentación alcohólica*. Estos organismos producen etanol y CO_2 (en vez de lactato) a partir de piruvato, usando iones hidrógeno y electrones del NADH (FIGURA 8-5).

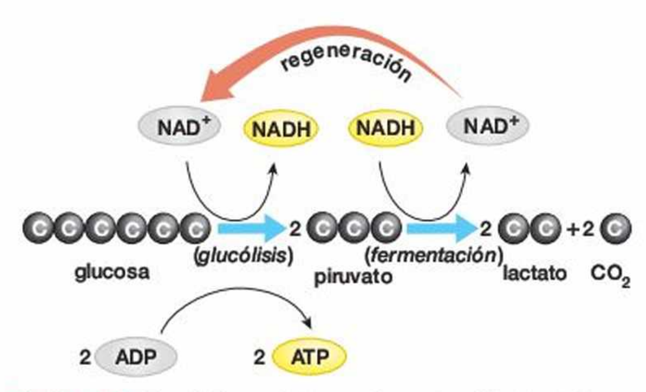


FIGURA 8-5 Glucólisis seguida por fermentación alcohólica

Los vinos espumosos, como el champaña, son embotellados mientras las levaduras aún están vivas y en fermentación, atrapando tanto el alcohol como el CO_2. La levadura que los panaderos agregan a la masa produce CO_2 y hace que el pan se esponje; el alcohol generado por la levadura se evapora durante el horneado (figura 8-3b). Para conocer más acerca de la fermentación alcohólica, véase "Enlaces con la vida: Un tarro de vino, una rebanada de pan y un tazón de col agria".

8.3 ¿CÓMO LOGRA LA RESPIRACIÓN CELULAR CAPTAR ENERGÍA ADICIONAL DE LA GLUCOSA?

La **respiración celular** es una serie de reacciones que se efectúan en condiciones aeróbicas, en las que se produce gran cantidad de ATP. Durante la respiración celular y mediante glucólisis, el piruvato se descompone en dióxido de carbono y agua. Las reacciones de la respiración celular necesitan oxígeno porque este elemento actúa como el último aceptor de electrones en la cadena de transporte.

La respiración celular en las células eucarióticas se realiza en las mitocondrias

En las células eucarióticas, la respiración celular se realiza en las *mitocondrias*, organelos que a menudo se identifican como las "fuentes de energía de la célula". Una mitocondria posee dos membranas que forman dos compartimientos. La membrana interna encierra un compartimiento central que contiene la **matriz** fluida, y un **compartimiento** entre las dos membranas (FIGURA 8-6).

Ahora, examinemos un poco más de cerca los procesos de la respiración celular en las mitocondrias.

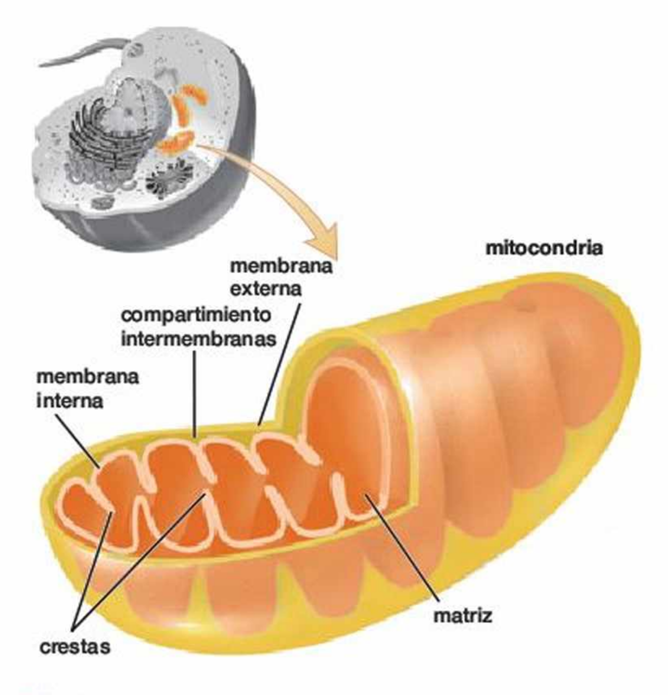


FIGURA 8-6 Una mitocondria
Las membranas mitocondriales interna y externa encierran dos compartimientos dentro de la mitocondria.

ENLACES CON LA VIDA — Un tarro de vino, una rebanada de pan y un tazón de col agria

La vida sería menos interesante sin la fermentación. El poeta persa Omar Khayyam (1048-1122) describió su visión del paraíso en la Tierra como "un tarro de vino, una rebanada de pan, y tú a mi lado". De hecho, la gente ha aprovechado la capacidad de la levadura de fermentar los azúcares en la fruta para producir alcohol; la evidencia histórica sugiere que el vino y la cerveza se producían comercialmente por lo menos desde hace 5000 años. Las levaduras (hongos unicelulares) participan en la respiración celular si hay oxígeno disponible, pero cambian a la fermentación alcohólica si están desprovistos de oxígeno. Como sabes, el dióxido de carbono también es un subproducto de la fermentación alcohólica; por consiguiente, el vino debe fermentar en contenedores que permitan que el dióxido de carbono salga (para que no exploten), pero que eviten la entrada de aire (para que no ocurra la respiración celular aerobia). Los vinos espumosos (efervescentes) y el champaña se elaboran agregando más levadura y azúcar justo antes de embotellarlos, de manera que la fermentación final ocurra en la botella sellada, atrapando el dióxido de carbono.

La fermentación también da al pan su textura esponjosa. Todos los panes contienen levadura, harina y agua. La levadura seca "despierta" de su estado de letargo mediante el agua y se multiplica rápidamente mientras metaboliza los azúcares presentes en la harina. El dióxido de carbono liberado durante la fermentación queda atrapado dentro de la masa del pan, donde forma pequeñas bolsas de gas. Al amasar, las células de levadura multiplicadas se distribuyen de manera uniforme por todo el pan, lo que hace que la masa se vuelva maleable y flexible para que atrape el gas, dando por resultado una textura porosa uniforme.

Mientras el vino y el pan se producen mediante fermentación alcohólica, bacterias que producen ácido láctico por fermentación son responsables de otros ejemplos culinarios. Por miles de años, la gente ha dependido de los microorganismos que producen ácido láctico para convertir la leche en crema agria, yogur y una amplia variedad de quesos (**FIGURA E8-2**). Además, la fermentación del lactato que realizan las bacterias amantes de la sal convierte los azúcares en el pepino y la col en ácido láctico. El resultado: pepinillos en vinagre y col agria, excelentes acompañantes de otros alimentos fermentados.



FIGURA E8-2 Sin fermentación, no habría queso ni pan, y tampoco vino

El piruvato se descompone en la matriz mitocondrial liberando más energía

Recordemos que el piruvato es el producto final de la glucólisis y que se sintetiza en el citosol. El piruvato se difunde a través de las membranas mitocondriales, hasta alcanzar la matriz mitocondrial, donde se utiliza en la respiración celular.

Las reacciones que ocurren en la matriz mitocondrial se realizan en dos etapas: la formación de acetil CoA a partir del piruvato (parte ① en la **FIGURA 8-7**) y el ciclo de Krebs (parte ② en la figura 8-7). En la primera etapa el piruvato, una molécula de tres carbonos libera CO_2 y queda una molécula de dos carbonos llamada *grupo acetilo,* que de inmediato se une a la coenzima A (CoA) para formar un complejo llamado *acetil CoA*. Durante esta reacción se transfieren dos electrones de alta energía y un ion hidrógeno al NAD^+ para formar NADH.

La siguiente etapa está formada por un conjunto de reacciones que forman una vía cíclica que se conoce como **ciclo de Krebs**, llamado así en honor a su descubridor, Hans Krebs, un bioquímico que obtuvo el Premio Nobel en 1953 por este trabajo. Al ciclo de Krebs también se le llama *ciclo del ácido cítrico,* porque el citrato (la forma ionizada del ácido cítrico) es la primera molécula que se produce en el ciclo. Durante el ciclo de Krebs, cada acetil CoA (de dos carbonos) se combina con una molécula de *oxalacetato (de cuatro carbonos)* para formar el *citrato* de seis carbonos. Se libera nuevamente coenzima A, molécula que no se altera en el transcurso de estas

① Formación de acetil CoA
coenzima A
C CO_2
coenzima A
CCC piruvato
CC–CoA acetil CoA
NAD^+
NADH
3 NAD^+
3 NADH
FAD
$FADH_2$
② Ciclo de Krebs
2 C CO_2
ADP
ATP

FIGURA 8-7 Reacciones fundamentales en la matriz mitocondrial
① El piruvato libera CO_2 y reacciona con la coenzima A (CoA) para formar acetil CoA. Durante esta reacción, se agrega un electrón energético al NAD^+ para formar NADH. ② Cuando la acetil CoA entra en el ciclo de Krebs, la coenzima A se libera. El ciclo de Krebs produce una molécula de ATP, tres moléculas de NADH, una de $FADH_2$ y dos de CO_2 por cada acetil CoA. Puesto que cada molécula de glucosa produce dos moléculas de piruvato, la producción total de energía por molécula de glucosa en la matriz es de dos ATP, ocho NADH y dos $FADH_2$.

reacciones y se reutiliza muchas veces. Luego, las enzimas mitocondriales promueven varias reordenaciones que regeneran el oxalacetato y liberan dos moléculas de CO_2. Durante esta secuencia de reacciones, la energía química de cada grupo acetilo se capta en forma de un ATP y cuatro portadores de electrones: tres NADH y un $FADH_2$ (dinucleótido de flavina-adenina, una molécula relacionada).

Para repasar el conjunto completo de reacciones que ocurren en la matriz mitocondrial, véase "De cerca: Reacciones de la matriz mitocondrial".

RESUMEN

Reacciones de la matríz mitocondrial

- La formación de acetil CoA produce una molécula de CO_2 y una molécula de NADH por molécula de piruvato.
- El ciclo de Krebs produce dos moléculas de CO_2, una molécula de ATP, tres moléculas de NADH y una molécula de $FADH_2$ por molécula de acetil CoA.
- Por consiguiente, al término de las reacciones de la matriz, las dos moléculas de piruvato que se producen a partir de una sola molécula de glucosa se han descompuesto totalmente para formar seis moléculas de CO_2.
- Durante el proceso, y a partir de una sola molécula de glucosa, se han producido dos moléculas de ATP y 10 portadores de electrones de alta energía: ocho NADH y dos $FADH_2$.

Los electrones de alta energía viajan a través de la cadena de transporte de electrones

En este punto, la célula ha ganado solamente cuatro moléculas de ATP a partir de la molécula de glucosa original: dos durante la glucólisis y dos durante el ciclo de Krebs. Sin embargo, la célula ha captado muchos electrones de alta energía en las moléculas portadoras: dos NADH durante la glucólisis más ocho NADH adicionales y dos $FADH_2$ de las reacciones de la matriz, lo que hace un total de 10 NADH y dos $FADH_2$ por cada molécula de glucosa. Los portadores depositan sus electrones en la **cadena transportadora de electrones** (ETC) localizados en la membrana mitocondrial interna (**FIGURA 8-8**). Estas cadenas de transporte de electrones tienen una estructura y función similares a las que están integradas a la membrana de los tilacoides de los cloroplastos. Los electrones energéticos se desplazan de molécula en molécula a lo largo de la cadena, perdiendo pequeñas cantidades de energía en cada transferencia. En determinados puntos a lo largo de la cadena, se libera justo la cantidad de energía suficiente para bombear iones hidrógeno desde la matriz, a través

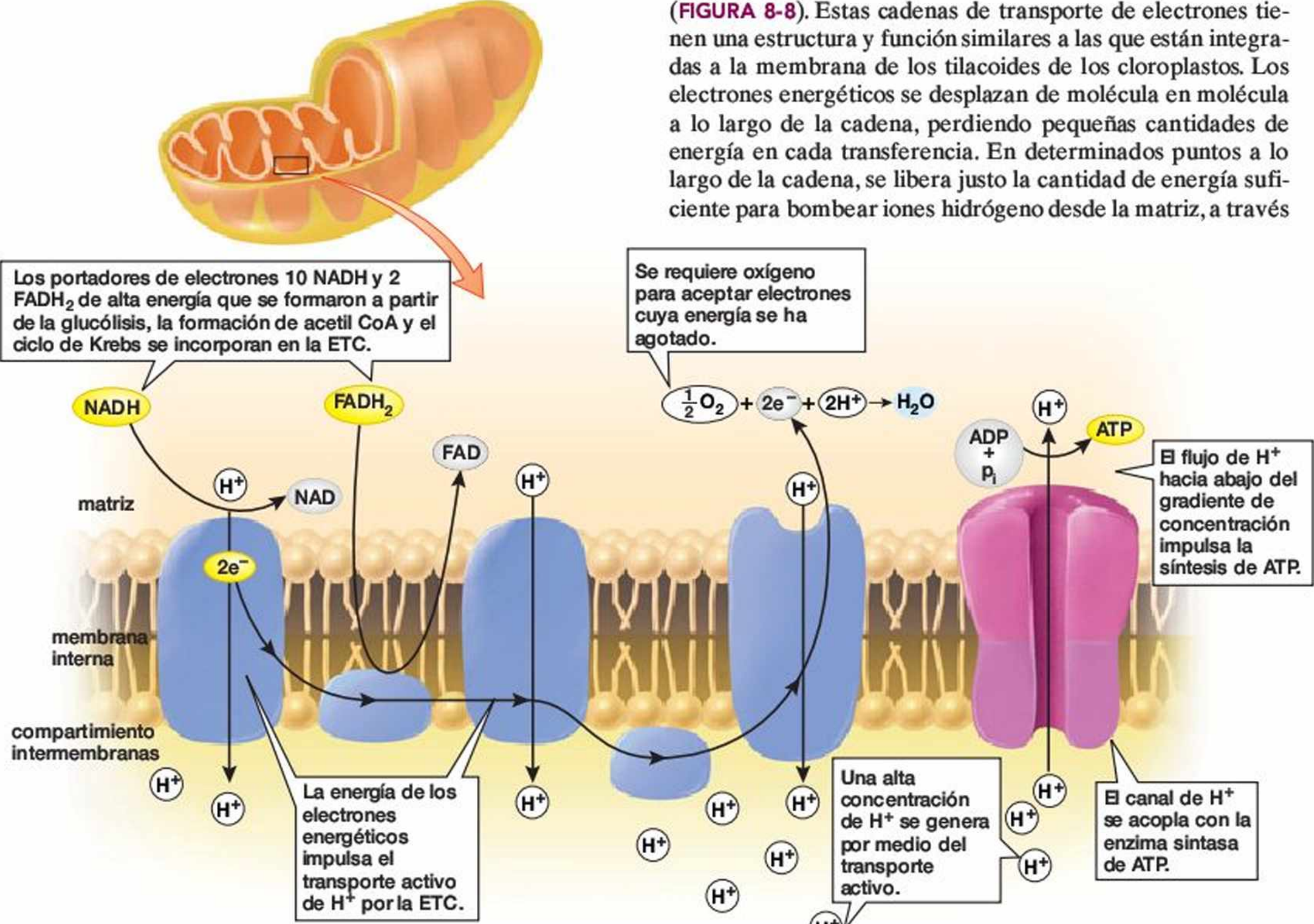


FIGURA 8-8 Cadena de transporte de electrones de las mitocondrias
Las moléculas de NADH y $FADH_2$ depositan sus electrones energéticos en los componentes de la cadena de transporte de electrones. Conforme los electrones pasan a través de cada componente de la cadena, parte de su energía se utiliza para bombear iones hidrógeno de la matriz al interior del compartimiento intermembranoso. Esto crea un gradiente de iones hidrógeno que permite impulsar la síntesis de ATP. Al final de la cadena de transporte de electrones, los electrones cuya energía se ha agotado se combinan con iones hidrógeno y con oxígeno en la matriz para formar agua. **PREGUNTA: ¿Cómo se vería afectada la tasa de producción de ATP ante la ausencia de oxígeno?**

DE CERCA Reacciones de la matriz mitocondrial

Las reacciones de la matriz mitocondrial se efectúan en dos etapas: la formación de acetil coenzima A y el ciclo de Krebs (FIGURA E8-3). Recordemos que la glucólisis produce dos moléculas de piruvato por cada molécula de glucosa, de manera que cada conjunto de reacciones de la matriz ocurre dos veces durante el metabolismo de una sola molécula de glucosa.

PRIMERA ETAPA: FORMACIÓN DE LA ACETIL COENZIMA A

El piruvato se fragmenta para formar CO_2 y un grupo acetilo. El grupo acetilo se une a la coenzima A para formar acetil CoA. Simultáneamente, el NAD^+ recibe dos electrones y un ion hidrógeno para formar NADH. La acetil CoA entra en la segunda etapa de las reacciones de la matriz.

SEGUNDA ETAPA: CICLO DE KREBS

① La acetil CoA dona su grupo acetilo al oxalacetato para formar citrato. Se libera la CoA.

② El citrato se transforma en isocitrato.

③ El isocitrato pierde un átomo de carbono en forma de CO_2 y forma α-cetoglutarato; se forma NADH a partir de NAD^+.

④ El alfa-cetoglutarato pierde un átomo de carbono en forma de CO_2 y forma succinato; se forma NADH a partir de NAD^+ y se almacena más energía en ATP. (Hasta este punto, en las reacciones de la matriz mitocondrial los tres carbonos del piruvato original se han liberado como CO_2).

⑤ El succinato se transforma en fumarato, y el portador de electrones FAD se carga para formar $FADH_2$.

⑥ El fumarato se transforma en malato.

⑦ El malato se transforma en oxalacetato, y se forma NADH a partir de NAD^+.

El ciclo de Krebs produce dos moléculas de CO_2, tres de NADH, una de $FADH_2$ y una de ATP por molécula de acetil CoA. La formación de cada acetil CoA genera una molécula adicional de CO_2 y una de NADH. En total, las reacciones de la matriz mitocondrial producen cuatro moléculas de NADH, una de $FADH_2$ y tres de CO_2 por cada molécula de piruvato que aporta la glucólisis. Como cada molécula de glucosa produce dos piruvatos, las reacciones de la matriz mitocondrial generarán un total de ocho NADH y dos $FADH_2$ por molécula de glucosa. Estos portadores de electrones de alta energía liberarán sus electrones energéticos en la cadena de transporte de la membrana interna, donde la energía de los electrones se empleará para sintetizar más ATP por quimiósmosis.

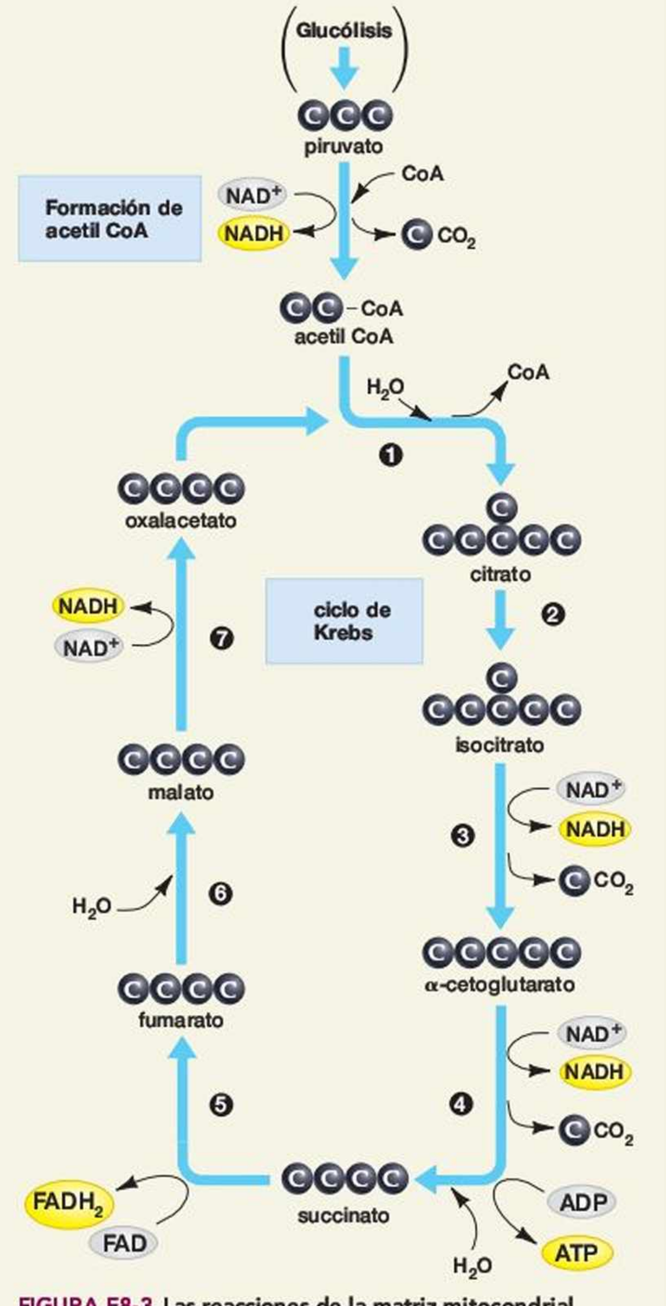


FIGURA E8-3 Las reacciones de la matriz mitocondrial

de la membrana interna y dentro del compartimiento intermembranas durante la *quimiósmosis* (véase el siguiente apartado).

Por último, al final de la cadena de transporte de electrones, el oxígeno acepta los electrones energéticamente agotados: dos electrones, dos iones hidrógeno y un átomo de oxígeno se combinan para formar agua (véase la figura 8-8). Esta etapa despeja la cadena de transporte y la deja lista para acarrear más electrones. Sin oxígeno, los electrones no podrían moverse a través de la ETC, y los iones hidrógeno no podrían bombearse a través de la membrana interna. El gradiente de iones hidrógeno se disiparía pronto y la síntesis de ATP se detendría.

La quimiósmosis capta la energía almacenada en un gradiente de iones hidrógeno y produce ATP

¿Para qué bombear iones hidrógeno a través de una membrana? Como recordarás del capítulo 7, la **quimiósmosis** es el proceso por el cual se produce un gradiente de iones hidrógeno (H^+) y luego se les permite bajar por él, captando energía en los enlaces de moléculas de ATP. El bombeo de iones hidró-

geno a través de la membrana interna por la ETC genera un elevado gradiente de concentración de H^+, es decir, una concentración alta de iones hidrógeno en el compartimiento intermembranas y una concentración baja en la matriz (véase la figura 8-8). De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, es necesario gastar energía para producir esta distribución no uniforme de iones hidrógeno, algo así como cargar una batería. Se libera energía cuando se permite que los iones hidrógeno se desplacen bajando por su gradiente de concentración, un proceso comparable al hecho de permitir que el agua fluya de una presa a través de las turbinas hidroeléctricas (véase la figura E7-1). Al igual que en los tilacoides de los cloroplastos, las membranas internas de las mitocondrias son impermeables a los iones hidrógeno, salvo en los canales proteicos que son parte de las enzimas sintasas de ATP. Los iones hidrógeno se desplazan bajando por su gradiente de concentración, del compartimiento intermembranas a la matriz, mediante estas enzimas sintetizadoras de ATP. Conforme fluyen, su movimiento suministra la energía para sintetizar de 32 a 34 moléculas de ATP, combinando ADP (difosfato de adenosina) y fosfato, por cada molécula de glucosa que se "descompone".

El ATP sintetizado en la matriz durante la quimiósmosis es transportado, a través de la membrana interna, de la matriz al compartimiento intermembranas, y de ahí se difunde fuera de la mitocondria hacia el citosol circundante. Estas moléculas de ATP suministran la mayor parte de la energía que la célula necesita. El ADP se difunde simultáneamente desde el citosol, a través de la membrana externa, y es transportado a través de la membrana interna hasta la matriz, para reponer la reserva de ADP.

8.4 RECAPITULACIÓN

Un resumen de la descomposición de la glucosa en las células eucarióticas

La **FIGURA 8-9** muestra el metabolismo de la glucosa en una célula eucariótica en presencia de oxígeno. La glucólisis se efectúa en el citosol, produciendo dos moléculas de piruvato (con tres átomos de carbono) y liberando una pequeña fracción de la energía química almacenada en la glucosa. Parte de esta energía se pierde en forma de calor, otra parte se utiliza para generar dos moléculas de ATP, y otra parte se capta en dos moléculas de NADH (portadores de electrones de alta energía). En condiciones anaeróbicas, la fermentación ocurre a continuación y se regenera el NAD para producir lactato, o bien, etanol y dióxido de carbono.

Durante la respiración celular aerobia, el piruvato entra en las mitocondrias. Primero reacciona con la coenzima A (CoA). Esta reacción libera CO_2, capta un electrón de alta energía en NADH y produce acetil CoA (una molécula de dos carbonos). La acetil CoA ingresa a continuación a una serie de reacciones catalizadas por enzimas, llamado ciclo de Krebs (ciclo del ácido cítrico). El ciclo de Krebs libera dos moléculas de CO_2, produce un ATP por cada molécula de acetil CoA y capta electrones de alta energía en las moléculas portadoras de electrones: tres NADH y un $FADH_2$ (una molécula relacionada), por cada acetil CoA. Estos electrones se transfieren mediante sus portadores a la ETC. En el proceso de quimiósmosis, la ETC utiliza la energía en los electrones energéticos para generar un gradiente de iones hidrógeno (H^+). La energía almacenada en este gradiente se aprovecha para generar ATP conforme los iones hidrógeno fluyen bajando por su gradiente de concentración a través de los canales acoplados con la enzima que sintetiza el ATP. Al final del proceso, los electrones se combinan con los iones hidrógeno y con el oxígeno para formar agua. La quimiósmosis en las mitocondrias genera 32 o 34 moléculas adicionales de ATP por cada molécula de glucosa (la cantidad de ATP difiere de una célula a otra; véase el pie de la figura 8-10). La energía producida en cada etapa de la descomposición de la glucosa se indica en la **FIGURA 8-10**.

La glucólisis y la respiración celular influyen en el funcionamiento de los organismos

Muchos estudiantes piensan que los pormenores de la glucólisis y de la respiración celular son difíciles de aprender y que

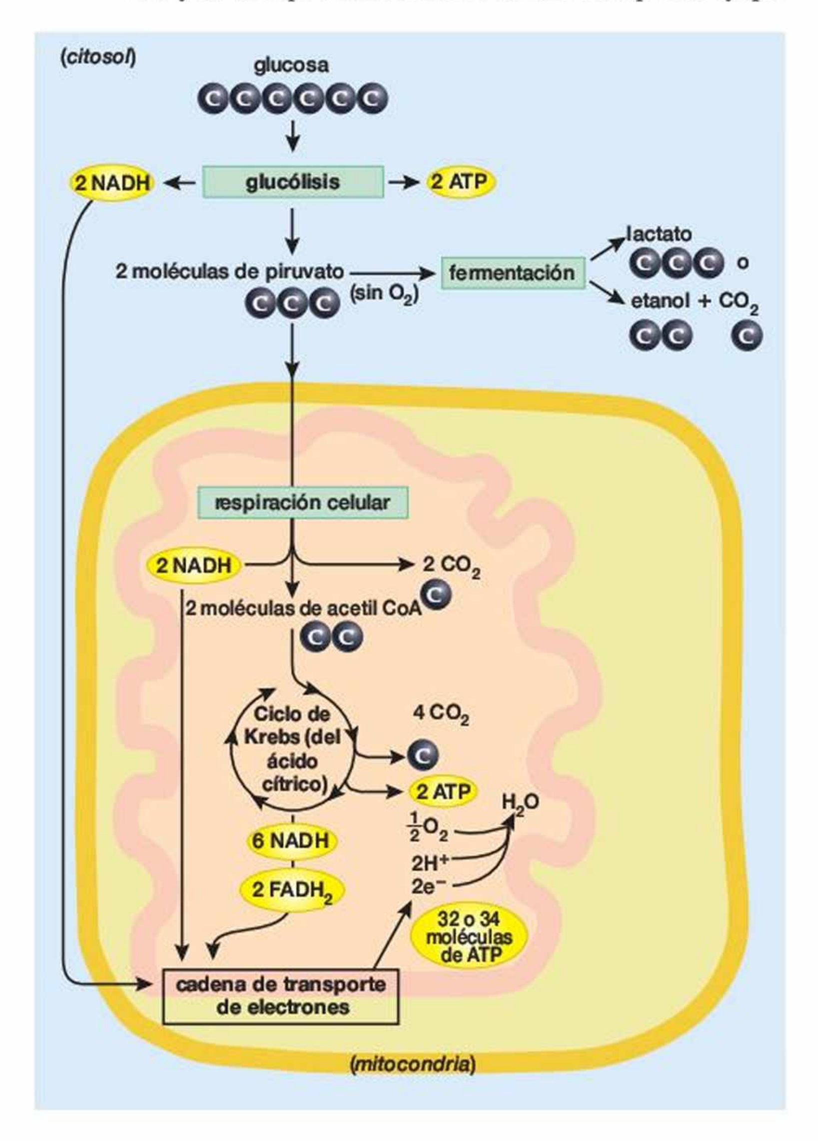


FIGURA 8-9 Resumen de la glucólisis y la respiración celular

en realidad no ayudan a comprender el mundo viviente que les rodea. Pero, ¿has leído alguna vez una novela de detectives y te has preguntado cómo puede el cianuro matar a una persona de forma casi instantánea? El cianuro reacciona con la última proteína de la cadena de transporte de electrones con mayor intensidad que el oxígeno, pero, a diferencia de éste, el cianuro no acepta electrones. Al evitar que el oxígeno acepte electrones, el cianuro hace que la respiración celular se pare en seco. Tanto dependemos de la respiración celular que el cianuro, al impedirla, provoca la muerte a una persona en unos cuantos minutos. Para que nuestro corazón siga latiendo, el cerebro procese la información que leemos y nuestra mano dé vuelta a las páginas de este libro, nuestras células requieren un suministro continuo de energía. El cuerpo de la mayoría de los animales almacena energía en moléculas como el glucógeno (largas cadenas de moléculas de glucosa) y grasa. Cuando el alimento es abundante, el azúcar, e incluso las proteínas, se convierten en grasa (como se describe en "Guardián de la salud: ¿Por qué aumentamos de peso si ingerimos azúcar?). Cuando las demandas de energía son altas, el glucógeno se "descompone" en moléculas de glucosa, éstas se "descomponen" mediante la glucólisis, que va seguida del proceso de respiración celular. Pero altas demandas de energía producen una elevada demanda de oxígeno. ¿Qué sucede si la provisión de oxígeno es limitada? Como un ejemplo extremo, consideremos las competencias de los Juegos Olímpicos.

¿Por qué es menor la rapidez media de la carrera de 5000 metros de los Juegos Olímpicos que la de los 100 metros planos? Durante la carrera corta, o durante la aceleración final para llegar a la meta en una maratón, los músculos de las piernas de los corredores consumen más ATP que el que la respiración celular es capaz de suministrar, porque su cuerpo no puede aportar el oxígeno suficiente para abastecer la demanda. La glucólisis y la fermentación del lactato pueden continuar suministrando ATP a los músculos durante un breve periodo, pero pronto los efectos tóxicos de la acumulación de lactato (junto con otros factores) producen incomodidad, fatiga y calambres. Si bien los atletas pueden correr los 100 metros planos sin la cantidad adecuada de oxígeno, los corredores de fondo, los esquiadores a campo traviesa y los ciclistas deben regular su paso de forma que la respiración celular mueva sus músculos durante la mayor parte de la carrera y reservan el esfuerzo en condiciones anaeróbicas para el final. El entrenamiento para competencias de larga distancia consiste en aumentar la capacidad del aparato respiratorio y del sistema circulatorio de los atletas para suministrar suficiente oxígeno a los músculos. Por esa razón, los atletas que participan en competencias de largas distancias son quienes recurren más a menudo en prácticas de doping.

Así pues, como hemos visto, el sostenimiento de la vida depende de una eficiente obtención, almacenamiento y uso de la energía. Mediante la comprensión de los principios de la respiración celular, se aprecian mejor las adaptaciones de los seres humanos y otros organismos vivos relacionadas con la energía.

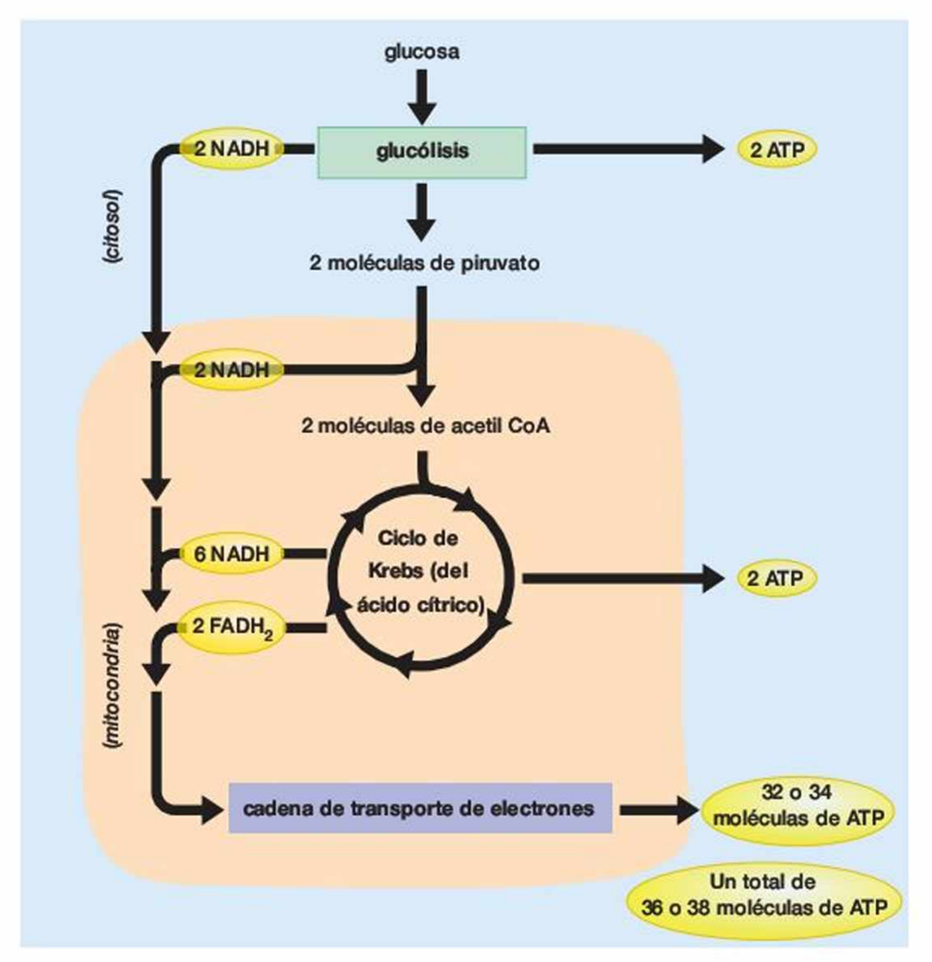


FIGURA 8-10 Obtención de energía a partir de la "descomposición" de la glucosa ¿Por qué decimos que la "descomposición" de la glucosa libera "36 o 38 moléculas de ATP" y no un número específico? La glucólisis produce dos moléculas de NADH en el citosol. Los electrones de estas dos moléculas de NADH deben ser transportados a la matriz antes de que se incorporen a la cadena de transporte de electrones. En la mayoría de las células eucarióticas, la energía de una molécula de ATP se utiliza para transportar los electrones de cada molécula de NADH al interior de la matriz. Por consiguiente, las dos moléculas de "NADH glucolítico" producen sólo dos moléculas de ATP, en vez de las tres habituales, durante el transporte de electrones. Sin embargo, las células cardiacas y hepáticas de los mamíferos utilizan un mecanismo diferente de transporte, que no consume ATP para transportar electrones. En estas células las dos moléculas de NADH generadas durante la glucólisis producen tres ATP cada una, al igual que las moléculas "mitocondriales NADH".

Como sabemos, los seres humanos no sólo viven de glucosa. Por otra parte, una dieta típica no contiene exactamente las cantidades necesarias de cada nutrimento. En consecuencia, las células del cuerpo humano están continuamente ocupadas efectuando reacciones bioquímicas: sintetizan un aminoácido a partir de otro, elaboran grasas a partir de carbohidratos y canalizan los excedentes de moléculas orgánicas de todo tipo para almacenar o liberar energía. Examinemos dos ejemplos de estas transformaciones metabólicas: la producción de ATP a partir de grasas y proteínas, y la síntesis de grasas a partir de azúcares.

¿CÓMO SE METABOLIZAN LAS GRASAS Y LAS PROTEÍNAS?

Incluso las personas más delgadas tienen algo de grasa en su cuerpo. En condiciones de ayuno o de inanición, el organismo moviliza esas reservas de grasa para sintetizar ATP, porque aun la simple conservación de la vida requiere un suministro continuo de ATP y la búsqueda de nuevas fuentes de alimento demanda aún más energía. El metabolismo de las grasas se incorpora directamente en las vías del metabolismo de la glucosa.

En el capítulo 3 se describió la estructura de una grasa: tres ácidos grasos ligados a un esqueleto de glicerol. En el metabolismo de las grasas, los enlaces entre los ácidos grasos y el glicerol se hidrolizan (se descomponen en subunidades por adición de agua). El glicerol de una grasa, después de su activación por ATP, se incorpora directamente al centro de la vía de la glucólisis (**FIGURA E8-4**). Los ácidos grasos son transportados al interior de las mitocondrias, donde enzimas de la membrana interna y de la matriz los dividen en grupos acetilo. Estos grupos se unen a la coenzima A para formar acetil CoA, que se incorpora al ciclo de Krebs.

En los casos de inanición severa (una situación en la que las proteínas que forman los músculos se descomponen para suministrar energía) o en las personas que tienen una dieta alta en proteínas, los aminoácidos se utilizan para producir energía. En primer lugar, los aminoácidos se convierten en piruvato, acetil CoA o los compuestos del ciclo de Krebs. Estas moléculas pasan luego por las etapas restantes de la respiración celular y producen cantidades de ATP que varían según el punto en que entran en la vía.

¿CÓMO SE SINTETIZA GRASA A PARTIR DEL AZÚCAR?

El organismo no sólo ha desarrollado formas de hacer frente al ayuno o la inanición, sino que además ha creado estrategias para enfrentar situaciones en las que la ingesta de alimento excede las necesidades energéticas del momento. Los azúcares y almidones en el maíz, en las barras de caramelo o en las papas se pueden convertir en grasas para almacenar energía. Los azúcares complejos, como el almidón y el disacárido sacarosa, por ejemplo, se hidrolizan primero en sus subunidades monosacáridas (véase el capítulo 3). Los monosacáridos se descomponen en piruvato y se transforman en acetil CoA. Si la célula necesita ATP, la acetil CoA entra en el ciclo de Krebs. Si, por el contrario, la célula tiene ATP en abundancia, la acetil CoA se utiliza para elaborar ácidos grasos mediante una serie de reacciones que son, en esencia, el proceso inverso de la degradación de las grasas. En los seres humanos el hígado sintetiza los ácidos grasos, pero el almacenamiento de grasas queda a cargo de las células adiposas, que se distribuyen de una manera peculiar en el cuerpo, especialmente en torno a la cintura y las caderas. La acetil CoA y otras moléculas intermedias provenientes de la "descomposición" de la glucosa también pueden utilizarse en la síntesis de aminoácidos.

Por lo regular, el consumo de energía, el almacenamiento de grasas y la ingesta de nutrimentos están equilibrados con precisión. La ubicación del punto de equilibrio, sin embargo, varía de una persona a otra. Algunas personas parecen ser capaces de comer de forma casi continua sin almacenar mucha grasa; otras ansían comer alimentos de alto contenido calórico, incluso cuando tienen mucha grasa almacenada. Desde un punto de vista evolutivo, comer en exceso en épocas en que se dispone de alimento es un comportamiento sumamente adaptativo. Si llegan tiempos difíciles —algo que sucedía comúnmente durante la historia de la evolución del hombre—, las personas regordetas pueden sobrevivir, mientras los más esbeltos sucumben por inanición. Sólo desde tiempos recientes (en términos de evolución) los miembros de sociedades como la nuestra han tenido acceso continuo a alimentos ricos en calorías. En estas condiciones, el impulso que lleva a comer y la adaptación consistente en almacenar el exceso de alimento en forma de grasa originan obesidad, un problema de salud que va en aumento en los países industrializados.

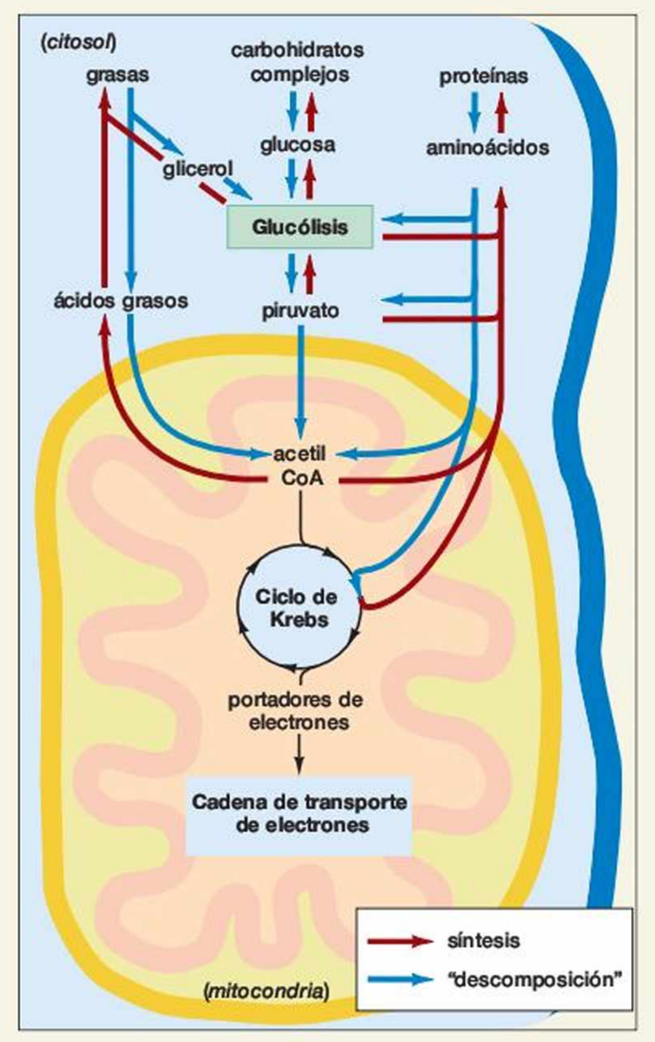


FIGURA E8-4 Cómo diversos nutrimentos logran producir energía y cómo pueden convertirse uno en otro
Las vías del metabolismo permiten la conversión de grasas, proteínas y carbohidratos utilizando las moléculas intermedias que se forman en esas mismas vías al "descomponerse" la glucosa. Las flechas azules muestran la descomposición de las sustancias que suministran energía. Las flechas rojas indican que estas moléculas también pueden sintetizarse cuando hay un exceso de moléculas intermedias.



OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

CUANDO LOS ATLETAS AUMENTAN EL NÚMERO DE GLÓBULOS ROJOS: ¿TIENEN ÉXITO QUIENES ENGAÑAN?



Como hemos visto, las células humanas extraen energía de la glucosa con mayor eficiencia cuando encuentran una abundante provisión de oxígeno disponible. El objetivo de los atletas que practican doping consiste en prolongar, tanto como sea posible, el periodo en el que las células musculares tienen acceso al oxígeno. Durante una empinada subida a una colina, un esquiador que ha oxigenado su sangre con eritropoyetina (Epo) será capaz de subir con éxito, ya que sus células musculares utilizan la respiración celular para obtener ATP en abundancia. Al mismo tiempo, sus contrincantes "limpios" harán el trabajo experimentando dolor, pues los músculos de sus piernas tienen abundante lactato como resultado de la fermentación. Puesto que la Epo se forma naturalmente en el cuerpo humano, es difícil detectar cuando se administra. Las autoridades deportivas afirman que la dificultad de detectar la Epo ha hecho de ésta el fármaco predilecto de los esquiadores, ciclistas, corredores de fondo y otros atletas.

La evidencia a favor de la hipótesis de que el abuso de la Epo se ha diseminado incluye un estudio de muestras sanguíneas que se tomaron de los participantes en los campeonatos mundiales nórdicos de esquí. Los investigadores predijeron que si la administración de Epo fuera común entre los esquiadores, la sangre de los competidores contendría niveles sumamente altos de glóbulos rojos (**FIGURA 8-11**).

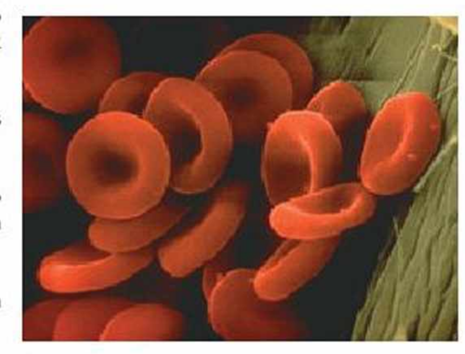


FIGURA 8-11 Glóbulos rojos

Los investigadores encontraron que el 36 por ciento de los esquiadores sometidos a prueba tenían altos niveles de glóbulos rojos y concluyeron que muchos de ellos recurrieron a la administración de Epo. Los participantes en los Juegos Olímpicos son sometidos rutinariamente a pruebas de Epo, pero los exámenes disponibles no son del todo confiables. Mientras tanto, los investigadores continúan explorando la química del metabolismo de la Epo, con la esperanza de encontrar una prueba definitiva para determinar si un atleta se administró esta sustancia.

Piensa en esto Algunos atletas se trasladan a lugares de gran altitud con el fin de entrenarse para carreras que se realizarán a menores alturas. ¿Esto se podría considerar como una práctica indebida? Explica tu razonamiento. Los avances en la terapia génica harán posible que un día las células renales de los atletas puedan modificarse de manera que existan copias adicionales de los genes que producen Epo. ¿Esto será una práctica indebida?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

8.1 ¿Cómo obtienen energía las células?

Las células producen energía aprovechable "descomponiendo" la glucosa en compuestos de menor energía y captando parte de la energía liberada en forma de ATP. En la glucólisis, se metaboliza la glucosa en el citosol en dos moléculas de piruvato y se generan dos moléculas de ATP. En ausencia de oxígeno, el piruvato se transforma por fermentación en lactato o etanol y CO_2. Si hay oxígeno disponible, las moléculas de piruvato se metabolizan para liberar CO_2 y H_2O mediante la respiración celular en las mitocondrias, la cual genera mucho más ATP que la fermentación.

Web tutorial 8.1 Descripción del metabolismo de la glucosa

8.2 ¿Cómo se capta la energía en glucosa durante la glucólisis?

Durante la glucólisis, se activa una molécula de glucosa por adición de fosfatos provenientes de dos moléculas de ATP para formar bifosfato de fructosa, que se "descompone" mediante una serie de reacciones, en dos moléculas de piruvato. Estas reacciones producen un rendimiento neto de dos moléculas de ATP y dos de NADH. La glucólisis, además de suministrar una pequeña provisión de ATP, consume NAD^+ para producir NADH. Una vez que la provisión de NAD^+ de la célula se agota, la glucólisis se detiene. En condiciones anaeróbicas el NAD^+ puede regenerarse por fermentación, sin ganancia adicional de ATP. En presencia de oxígeno, la mayoría de las células regeneran el NAD^+ mediante respiración celular, que también produce más ATP.

Web tutorial 8.2 Glucólisis y fermentación

8.3 ¿Cómo logra la respiración celular captar energía adicional de la glucosa?

Si se dispone de oxígeno, se lleva a cabo la respiración celular. Los piruvatos son transportados al interior de la matriz de las mitocondrias. En la matriz, cada molécula de piruvato pierde una molécula de CO_2 y después reacciona con la coenzima A para formar acetil CoA. También se forma una molécula de NADH en esta etapa. El grupo acetilo de dos carbonos de la acetil CoA entra al ciclo de Krebs, el cual libera los dos átomos de carbono restantes en forma de CO_2. Se forman además una molécula de ATP, tres de NADH y una de $FADH_2$, por cada grupo acetilo que pasa por el ciclo. En este punto, cada molécula de glucosa ha producido cuatro moléculas de ATP (dos de la glucólisis y una de cada acetil CoA mediante el ciclo de Krebs), 10 de NADH (dos de la glucólisis, una de cada molécula de piruvato durante la formación de acetil CoA y tres de cada acetil CoA durante el ciclo de Krebs) y dos de $FADH_2$ (una de cada acetil CoA durante el ciclo de Krebs).

Los NADH y los $FADH_2$ entregan sus electrones energéticos a las proteínas de la cadena de transporte de electrones integrada a la membrana mitocondrial interna. La energía de los electrones se utiliza para bombear iones hidrógeno a través de la membrana interna, desde la matriz hasta el compartimiento intermembranas. Al final de la cadena de transporte, los electrones agotados se combinan con iones hidrógeno y oxígeno para formar agua. Éste es el paso de la respiración celular que requiere oxígeno. Durante la quimiósmosis se utiliza el gradiente de iones hidrógeno creado por la cadena de transporte de electrones para producir ATP, conforme los iones hidrógeno cruzan de regreso por difusión

la membrana interna a través de los canales de las enzimas sintasas de ATP. El transporte de electrones y la quimiósmosis producen de 32 a 34 moléculas de ATP adicionales, para dar un rendimiento neto de 36 a 38 ATP por molécula de glucosa.

Web tutorial 8.3 Respiración celular en las mitocondrias

8.4 Recapitulación

Las figuras 8-1, 8-9 y 8-10 resumen los mecanismos principales y la producción general de energía del metabolismo completo de la glucosa mediante glucólisis y respiración celular.

TÉRMINOS CLAVE

cadena de transporte de electrones *pág. 140*
ciclo de Krebs *pág. 139*
compartimiento intermembranas *pág. 138*
fermentación *pág. 135*
glucólisis *pág. 134*
matriz *pág. 138*
quimiósmosis *pág. 141*
respiración celular *pág. 138*
trifosfato de adenosina (ATP) *pág. 134*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Partiendo de la glucosa ($C_6H_{12}O_6$), escribe las reacciones generales de *a*) la respiración aeróbica y *b*) la fermentación en las levaduras.
2. Dibuja un diagrama de una mitocondria, con rótulos, y explica la relación entre su estructura y su función.
3. Indica el papel que desempeñan en el metabolismo de la glucosa (respiración celular): *a*) la glucólisis, *b*) la matriz mitocondrial, *c*) la membrana interna de las mitocondrias, *d*) la fermentación y *e*) el NAD^+.
4. Describe las etapas principales de la respiración *a*) aeróbica y *b*) anaeróbica, indicando los lugares donde se produce ATP. ¿Cuál es la producción total de energía (en términos de moléculas de ATP generadas por molécula de glucosa) en cada caso?
5. Describe el ciclo de Krebs. ¿En qué forma se produce la mayor parte de la energía?
6. Describe la cadena de transporte de electrones mitocondrial y el proceso de quimiósmosis.
7. ¿Por qué es necesario el oxígeno para que se efectúe la respiración celular?
8. Compara la estructura de los cloroplastos (descritos en el capítulo 7) con la de las mitocondrias y describe cómo se relacionan las semejanzas en la estructura con las semejanzas en sus funciones. También describe cualquier diferencia en la estructura y función entre los cloroplastos y las mitocondrias

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Hace algunos años un tren de carga volcó y derramó un cargamento de granos. Como el grano ya no servía, se enterró en el terraplén. Aunque no hay escasez de otros alimentos en el lugar, la población local de osos se ha convertido en una molestia porque continuamente desentierra los granos. Las levaduras son comunes en el suelo. ¿Qué crees que le ocurrió a los granos que induce a los osos a desenterrarlos, y qué relación tiene su comportamiento con la evolución cultural humana?
2. En las novelas de detectives, el "olor de almendras amargas" es la pista que delata un asesinato por envenenamiento con cianuro. El cianuro actúa atacando la enzima que transfiere electrones del sistema de transporte de electrones al O_2. ¿Por qué la víctima no puede sobrevivir mediante la respiración anaeróbica? ¿Por qué es casi inmediatamente mortal el envenenamiento con cianuro?
3. Ciertas especies de bacterias que viven en la superficie de los sedimentos del fondo de los lagos son capaces de usar la glucólisis y la fermentación, o bien, la respiración celular aerobia para generar ATP. Durante el verano la circulación de agua en los lagos es escasa. Pronostica y explica lo que sucederá al agua del lecho de los lagos conforme avanza el verano y describe cómo afectará esta situación a la obtención de energía de las bacterias.
4. Verter grandes cantidades de aguas negras sin tratamiento en ríos o lagos provoca ordinariamente la muerte masiva de los peces, aunque las aguas negras mismas no son tóxicas para éstos. También se registran muertes masivas de peces en lagos poco profundos que se cubren de hielo durante el invierno. ¿Qué provoca la muerte a los peces? ¿Cómo se podría reducir el índice de mortalidad de éstos cuando, por accidente, se han descargado aguas negras en un estanque pequeño en el que hay percas de gran tamaño?
5. Las diversas células respiran con diferente rapidez. Explica por qué. ¿Es posible predecir la rapidez respiratoria relativa de diferentes tejidos de peces examinando microscópicamente las células? ¿Cómo?
6. Imagina una situación hipotética en la que una célula privada de alimento alcanza la etapa en que todo el ATP se agota y se convierte en ADP y fosfato inorgánico. Si en este momento se colocara esa célula en una solución que contiene glucosa, ¿se recuperaría y sobreviviría? Explica tu respuesta con base en lo que sabes acerca del metabolismo de la glucosa.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Aschwanden, C. "No Cheating in the Blood Test". *New Scientist*, 2 de octubre de 2004. Los usuarios de Epo ya no podrán escapar a la detección.

Lovett, R. "Runner's High". *New Scientist*, 2 de noviembre de 2002. Este artículo explica la forma en que los entrenadores en el proyecto Oregon esperan combinar el entrenamiento tradicional con estrategias que exploran los límites de la resistencia fisiológica humana.

Roth, M. R. y Ntstul, T. "Buying Time in Suspended Animation". *Scientific American*, junio de 2005. Aunque el sulfuro de hidrógeno es sumamente venenoso en grandes dosis, nuestras células producen pequeñas cantidades de esta sustancia. En los ratones el sulfuro de hidrógeno bloquea el consumo de oxígeno y puede poner al animal en un estado de animación suspendida. ¿Esto también funcionará en los seres humanos?

UNIDAD



Herencia

La herencia es responsable tanto de las semejanzas como de las diferencias. Todos los perros comparten muchas similitudes porque sus genes son casi idénticos. La enorme variedad en tamaño, largo y color del pelo, así como en las proporciones del cuerpo, es resultado de pequeñas diferencias en sus genes.





DNA: La molécula de la herencia

¿Un toro normal o una mole increíble? Un pequeño cambio en el DNA hace toda la diferencia.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Músculos, mutaciones y miostatina

9.1 ¿Cómo descubrieron los científicos que los genes están compuestos de DNA?

La transformación bacteriana pone de manifiesto el vínculo entre los genes y el DNA

Investigación científica: El DNA es la molécula de la herencia de los bacteriófagos

9.2 ¿Cuál es la estructura del DNA?

El DNA se compone de cuatro nucleótidos

El DNA es una doble hélice de dos cadenas de nucleótidos

Los puentes de hidrógeno entre bases complementarias mantienen unidas las dos cadenas de DNA

Investigación científica: El descubrimiento de la doble hélice

9.3 ¿Cómo codifica el DNA la información?

9.4 ¿Cómo logra la duplicación del DNA asegurar la constancia genética durante la división celular?

La duplicación del DNA es un acontecimiento fundamental en la vida de una célula

La duplicación del DNA produce dos moléculas de DNA idénticas, cada una con una cadena original (parental) y otra nueva (cadena hija)

De cerca: Estructura y duplicación del DNA

9.5 ¿Cómo ocurren las mutaciones?

La duplicación exacta y la corrección del DNA permiten lograr una duplicación casi libre de errores

A veces se producen errores

Las mutaciones van desde cambios en pares de nucleótidos solos hasta movimientos de grandes segmentos de cromosomas

Las mutaciones pueden tener varios efectos en la función

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Músculos, mutaciones y miostatina



ESTUDIO DE CASO MÚSCULOS, MUTACIONES Y MIOSTATINA

NO, AL TORO de la fotografía superior no se le ha inyectado hierro; es un ejemplar de la raza Belgian Blue, que se caracteriza por sus abultados músculos. ¿Qué es lo que hace a esta raza verse como un exagerado fisicoconstructivista, en comparación con un toro común y corriente, por ejemplo, uno de la raza Hereford como el que se muestra en la fotografía inferior?

Cuando se desarrolla cualquier mamífero, sus células se dividen muchas veces, se agrandan y llegan a especializarse en una función específica. El tamaño, la forma y los tipos de células de cualquier órgano se regulan de manera precisa durante el desarrollo; por eso es que un ser humano, por ejemplo, no termina con una cabeza del tamaño de una pelota de básquetbol, ni hay cabello en su hígado. El desarrollo muscular no es la excepción. Cuando eras muy pequeño, las células destinadas a formar tus músculos se multiplicaron y se fusionaron para formar células largas relativamente gruesas con múltiples núcleos; además, esas mismas células sintetizaron las proteínas especializadas para que los músculos se contraigan y puedan mover tu esqueleto. Una proteína llamada *miostatina*, que se encuentra en todos los mamíferos, detiene este proceso. La palabra "miostatina" significa literalmente "hacer que los músculos permanezcan iguales", y eso es exactamente lo que hace esta proteína. Conforme los músculos se desarrollan, la miostatina disminuye y, con el tiempo, detiene la multiplicación de estas células premusculares. Un fisicoconstructivista logra el abultamiento de los músculos levantando pesas (y tomando los llamados esteroides anabólicos, aunque esto no es recomendable), con lo cual logra *aumentar el tamaño* de las células musculares, pero no *el número* de éstas.

La raza Belgian Blue tiene *más* células musculares que el ganado común. ¿Por qué? Acertaste, porque no producen miostatina normal. ¿Y por qué no la producen? Como aprenderás en este capítulo, las proteínas se sintetizan a partir de las instrucciones genéticas contenidas en el ácido desoxirribonucleico o DNA, para abreviar. El DNA de la raza Belgian Blue difiere muy poco del DNA del ganado común, pero sí presenta un cambio, o *mutación*, en el DNA de su gen de miostatina. Como resultado, produce miostatina defectuosa, y las células premusculares del Belgian Blue se multiplican más de lo normal, produciendo un ganado de dimensiones extraordinarias y de piel lisa.

En este capítulo seguiremos los caminos científicos que condujeron a nuestra comprensión moderna de la estructura del DNA. Veremos cómo contiene las instrucciones para los rasgos como el desarrollo muscular; hablaremos también de cómo tales instrucciones pueden ser las mismas, o bien, cambiar de una generación a otra, y lo que sucede cuando se modifican.

9.1 ¿CÓMO DESCUBRIERON LOS CIENTÍFICOS QUE LOS GENES ESTÁN COMPUESTOS DE DNA?

A fines del siglo XIX, los científicos descubrieron que la información genética existe en unidades discretas a las que llamaron **genes**. Sin embargo, realmente no sabían lo que era un gen. Sabían únicamente que los genes determinan muchas de las diferencias heredadas entre individuos dentro de una especie. Por ejemplo, el gen del color de las flores determina si las rosas serán rojas, rosadas, amarillas o blancas. A principios del siglo XX, los estudios acerca de la división celular aportaron una fuerte evidencia de que los genes son parte de los **cromosomas** (véase los capítulos 5, 11 y 12). Pronto, los bioquímicos encontraron que los cromosomas eucarióticos están formados de DNA y proteínas. Una de estas sustancias debe contener el plano hereditario de la célula, ¿pero cuál?

La transformación bacteriana pone de manifiesto el vínculo entre los genes y el DNA

A finales de la década de 1920, el investigador británico Frederick Griffith intentaba preparar una vacuna para prevenir la neumonía bacteriana, que era la causa principal de muerte en aquella época. La preparación de vacunas contra muchas infecciones bacterianas es muy difícil (por ejemplo, la vacunas modernas contra el ántrax no son completamente seguras ni efectivas), pero esto no se sabía entonces. Algunas vacunas antibacterianas consisten en una cepa debilitada de la bacteria que no causa la enfermedad. Al inyectar esta cepa debilitada a un animal se estimula la inmunidad de éste contra las cepas causantes de la enfermedad. Otras vacunas emplean bacterias que sí causan enfermedades (virulentas), pero que mueren luego de ser expuestas al calor o a ciertas sustancias químicas. Griffith intentaba preparar una vacuna con dos cepas de la bacteria *Streptococcus pneumoniae.* Una cepa, R, no causaba neumonía al inyectarla en ratones (FIGURA 9-1a). La otra cepa, S, era mortífera al ser inyectada, causaba neumonía y mataba a los ratones en un día o dos (FIGURA 9-1b). Como era de esperarse, cuando se mataba a la cepa S mediante calor y luego se inyectaba en ratones, no causaba la enfermedad (FIGURA 9-1c). Por desgracia, ni la cepa R viva ni la S muerta garantizaban la inmunidad contra la bacteria viva de la cepa S.

Griffith también intentó mezclar las bacterias vivas de la cepa R junto con bacterias de la cepa S, muertas por calor, y luego inyectó esta mezcla de cepas en ratones (FIGURA 9-1d).

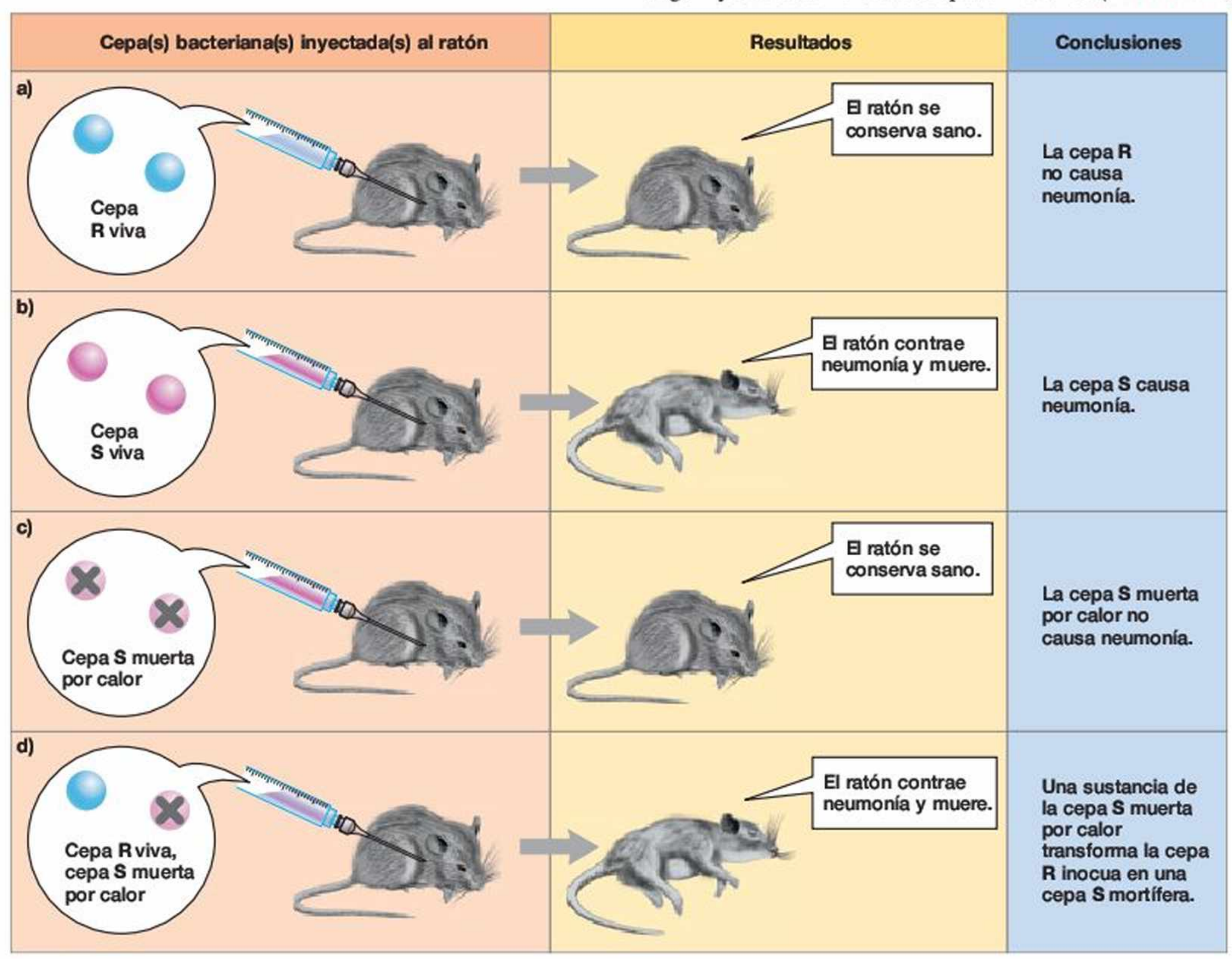


FIGURA 9-1 Transformación de bacterias
El hallazgo de Griffith de que las bacterias pueden transformarse de inocuas en mortíferas sentó los cimientos para el descubrimiento de que los genes están formados por DNA.

Puesto que ninguna de estas cepas bacterianas causa neumonía por sí sola, Griffith esperaba que los ratones se mantuvieran sanos. Para su sorpresa, los ratones enfermaron y murieron. Al realizarles la autopsia, Griffith recuperó de los órganos bacterias de la cepa S *vivas*. La interpretación más sencilla de estos resultados es que alguna sustancia de la cepa S muerta por calor transformó la cepa R viva, pero inofensiva, en una mortífera cepa S, un proceso que él llamó *transformación*. Las células de la cepa S transformada se multiplicaron y causaron neumonía.

Griffith nunca descubrió una vacuna efectiva contra la neumonía, así que en ese sentido sus experimentos fueron un fracaso (de hecho, una vacuna efectiva y segura contra la mayoría de las formas del *Streptococcus pneumoniae* no se desarrolló sino hasta hace algunos años). Sin embargo, los experimentos de Griffith marcaron un momento crucial en nuestra comprensión de la genética porque otros investigadores intuyeron que la sustancia que causa la transformación podría ser la molécula de la herencia, que se había buscado durante mucho tiempo.

La molécula de transformación es el DNA

En 1933, J. L. Alloway descubrió que los ratones no intervenían en la transformación, la cual tenía lugar cuando las bacterias vivas de la cepa R se mezclaban con bacterias muertas de cepa S en cajas Petri de cultivo. Una década después, Oswald Avery, Colin MacLeod y Maclyn McCarty descubrieron que la molécula transformadora es el DNA. Avery, MacLeod y McCarty aislaron el DNA de las bacterias de la cepa S, la mezclaron con bacterias vivas de la cepa R, y produjeron bacterias vivas de la cepa S. Para demostrar que la transformación era causada por el DNA, y no por trazas de las proteínas que contaminaba al DNA, trataron algunas muestras con enzimas que destruyen a las proteínas. Estas enzimas no evitaron la transformación; sin embargo, las muestras tratadas con enzimas destructoras sí.

Este descubrimiento nos ayuda a interpretar los resultados de los experimentos de Griffith. Al calentar las células de la cepa S se logró matarlas, pero no se destruyó por completo su DNA. Cuando las bacterias muertas de la cepa S se mezclaron con bacterias vivas de cepa R, fragmentos de DNA de las células muertas de la cepa S entraron en algunas de las células de la cepa R y se incorporaron en el cromosoma de las bacterias de la cepa R (FIGURA 9-2). Si estos fragmentos de DNA contenían los genes necesarios para causar enfermedad, una célula de la cepa R se transformaría en célula de la cepa S. Así, Avery, MacLeod y McCarty dedujeron que los genes estaban compuestos de DNA.

El DNA, y no la proteína, es la molécula de la herencia

Sin embargo, no todos los miembros de la comunidad científica aceptaron esta idea. Algunos todavía creían que los genes estaban hechos de proteínas, y que las moléculas transformadas de DNA de las bacterias de la cepa S causaban una mutación en los genes de las bacterias de la cepa R. Otros sostenían la hipótesis de que el DNA podría ser la molécula hereditaria de las bacterias, pero no de otros organismos. Sin embargo, las evidencias continuaron acumulándose en el sentido de que el DNA era el material genético de muchos organismos, o quizá de todos. Por ejemplo, antes de dividirse, una célula eucariótica duplica sus cromosomas (véase el capítulo 11) y duplica con exactitud su contenido de DNA, tal como se esperaría si los genes estuvieran hechos de DNA. Por fin, prácticamente todos aquellos que aún eran escépticos se convencieron por el magnífico conjunto de experimentos realizados por Alfred Hershey y Martha Chase, que demostraron de manera irrefutable que el DNA es la molécula de la herencia de ciertos virus (véase "Investigación científica: El DNA es la molécula de la herencia de los bacteriófagos").

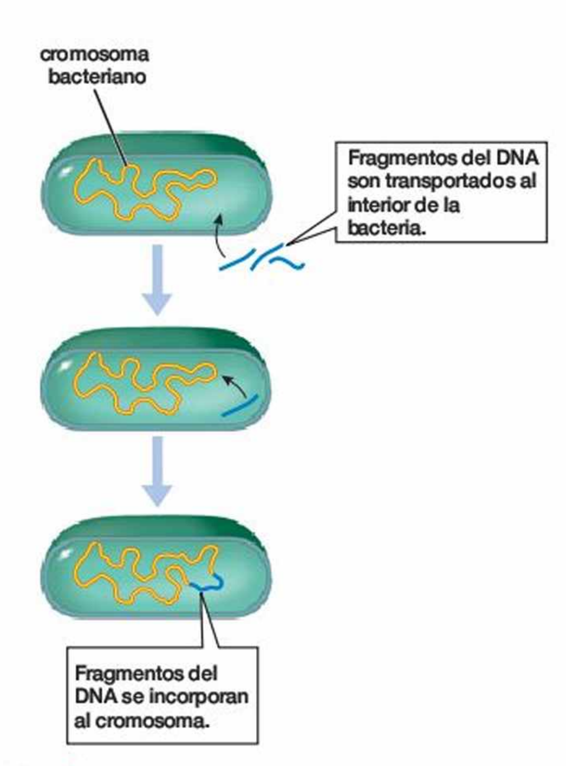


FIGURA 9-2 Mecanismo de transformación molecular
La mayoría de las bacterias tienen un solo cromosoma grande y circular compuesto de DNA. La transformación puede ocurrir cuando una bacteria viva toma fragmentos del DNA de su ambiente y los incorpora al cromosoma.

9.2 ¿CUÁL ES LA ESTRUCTURA DEL DNA?

El hecho de saber que los genes están hechos de DNA no responde las preguntas fundamentales acerca de la herencia: ¿Cómo codifica el DNA la información genética? ¿Cómo se duplica el DNA de manera que la información pueda ser transferida con exactitud de una célula madre a las células hijas? (Véase el capítulo 11 para mayor información acerca de la reproducción celular). Los secretos de la función del DNA y, por consiguiente, de la herencia misma, sólo se descubrieron cuando se comprendió la estructura tridimensional de la molécula de DNA.

El DNA es la molécula de la herencia de los bacteriófagos

Ciertos virus infectan sólo a las bacterias y por ello se llaman **bacteriófagos**, que significa "comedores de bacterias" (**FIGURA E9-1**). Un bacteriófago (o fago, para abreviar) depende de su bacteria huésped para cada aspecto de su ciclo vital (figura E9-1b). Cuando un fago encuentra una bacteria, se adhiere a su pared celular y le inyecta su material genético. La cápside externa del fago permanece fuera de la bacteria, la cual no puede distinguir entre los genes del fago y los propios, así que "lee" los genes del fago y emplea esta información para producir más fagos. Finalmente, uno de los genes del fago dirige la síntesis de una enzima que rompe la bacteria, liberando así los nuevos fagos fabricados.

Aunque muchos bacteriófagos tienen estructuras intrincadas (véase la figura E9-1a), son químicamente muy sencillos y contienen sólo DNA y proteínas. Por consiguiente, una de estas dos moléculas debe ser el material genético del fago. A principios de la década de 1950, Alfred Hershey y Martha Chase, al ver la simplicidad química de los bacteriófagos, dedujeron que su material genético era el DNA.

Hershey y Chase sabían que las bacterias infectadas debían contener material genético de los fagos, de manera que si pudieran "etiquetar" el DNA del fago y las proteínas, y separar las bacterias infectadas de los recubrimientos de los fagos que estaban en el exterior, podrían ver cuál molécula entraba en la bacteria (**FIGURA E9-2**). Como aprendiste en el capítulo 3, el DNA y las proteínas contienen átomos de carbono, oxígeno, hidrógeno y nitrógeno. Sin embargo, el DNA contiene también fósforo, pero no azufre, mientras que las proteínas contienen azufre (entre los aminoácidos, la metionina y la cisteína), pero carecen de fósforo. Hershey y Chase forzaron a una población de fagos a sintetizar DNA empleando fósforo radiactivo, de manera que lograron etiquetar su DNA. Otra población fue forzada a sintetizar proteínas empleando azufre radiactivo, y se etiquetó su proteína. Cuando las bacterias fueron infectadas por los fagos que contenían proteínas radiactivas identificadas, no se volvieron radiactivas. Sin embargo, cuando las bacterias se infectaron por los fagos que contenían DNA radiactivo, se volvieron radiactivas. Hershey y Chase dedujeron que el DNA, y no las proteínas, era el material genético de los fagos.

Hershey y Chase dedujeron también que parte del material genético etiquetado de los fagos "progenitores" podría incorporarse en el material genético de la descendencia (aprenderás más acerca de esto en el apartado 9.3). En un segundo conjunto de experimentos, los investigadores de nuevo etiquetaron el DNA en una población de fagos y las proteínas en otra población de fagos, y dejaron que los unos y otros infectaran a las bacterias. Después de un tiempo suficiente, los fagos se duplicaron, las bacterias se destruyeron, y los descendientes de los fagos se separaron de los desechos de las bacterias. En la descendencia de los fagos se encontró DNA radiactivo, pero no se halló proteína radiactiva. Este segundo experimento confirmó los resultados del primero: el DNA es la molécula de la herencia.

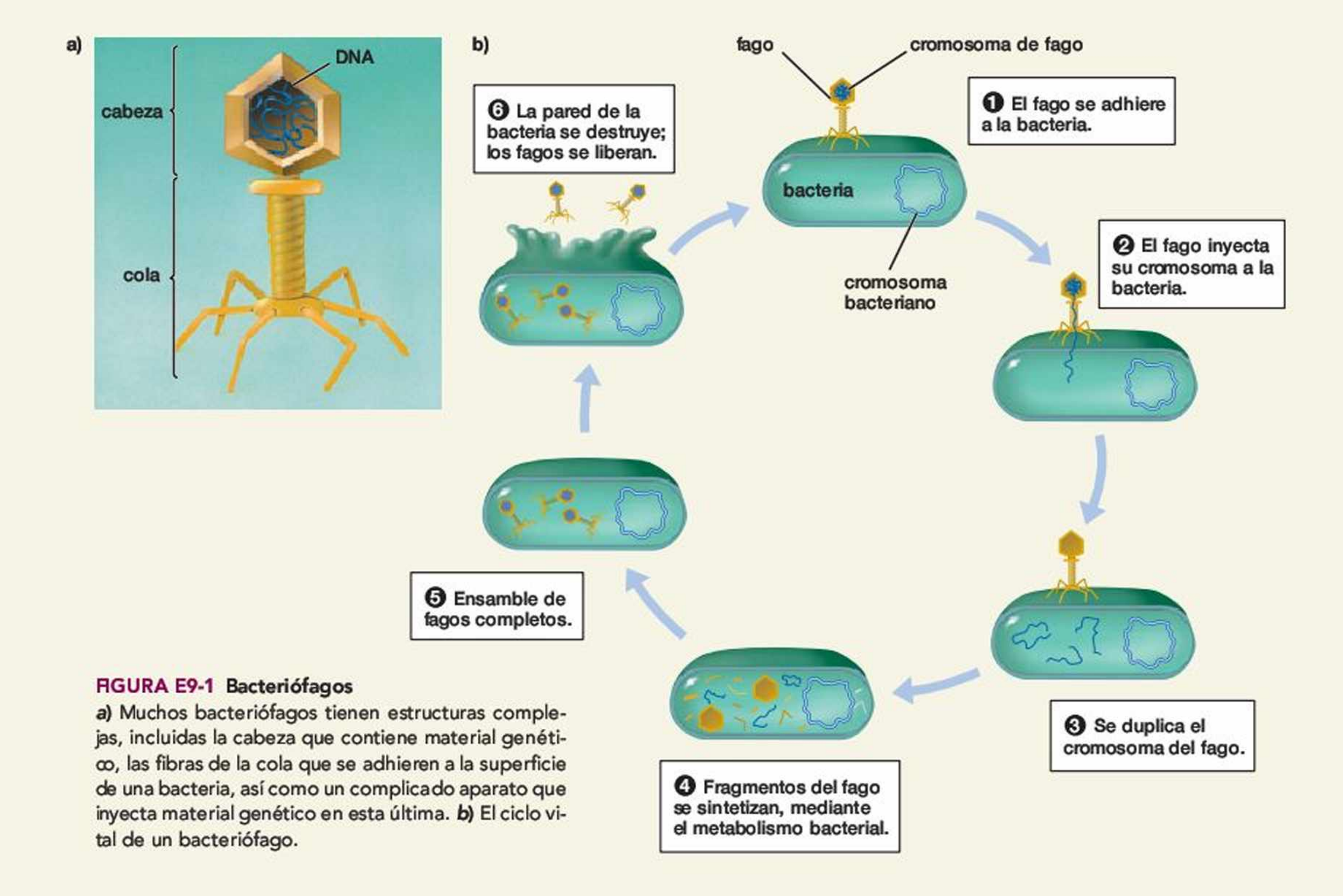


FIGURA E9-1 Bacteriófagos
a) Muchos bacteriófagos tienen estructuras complejas, incluidas la cabeza que contiene material genético, las fibras de la cola que se adhieren a la superficie de una bacteria, así como un complicado aparato que inyecta material genético en esta última. ***b)*** El ciclo vital de un bacteriófago.

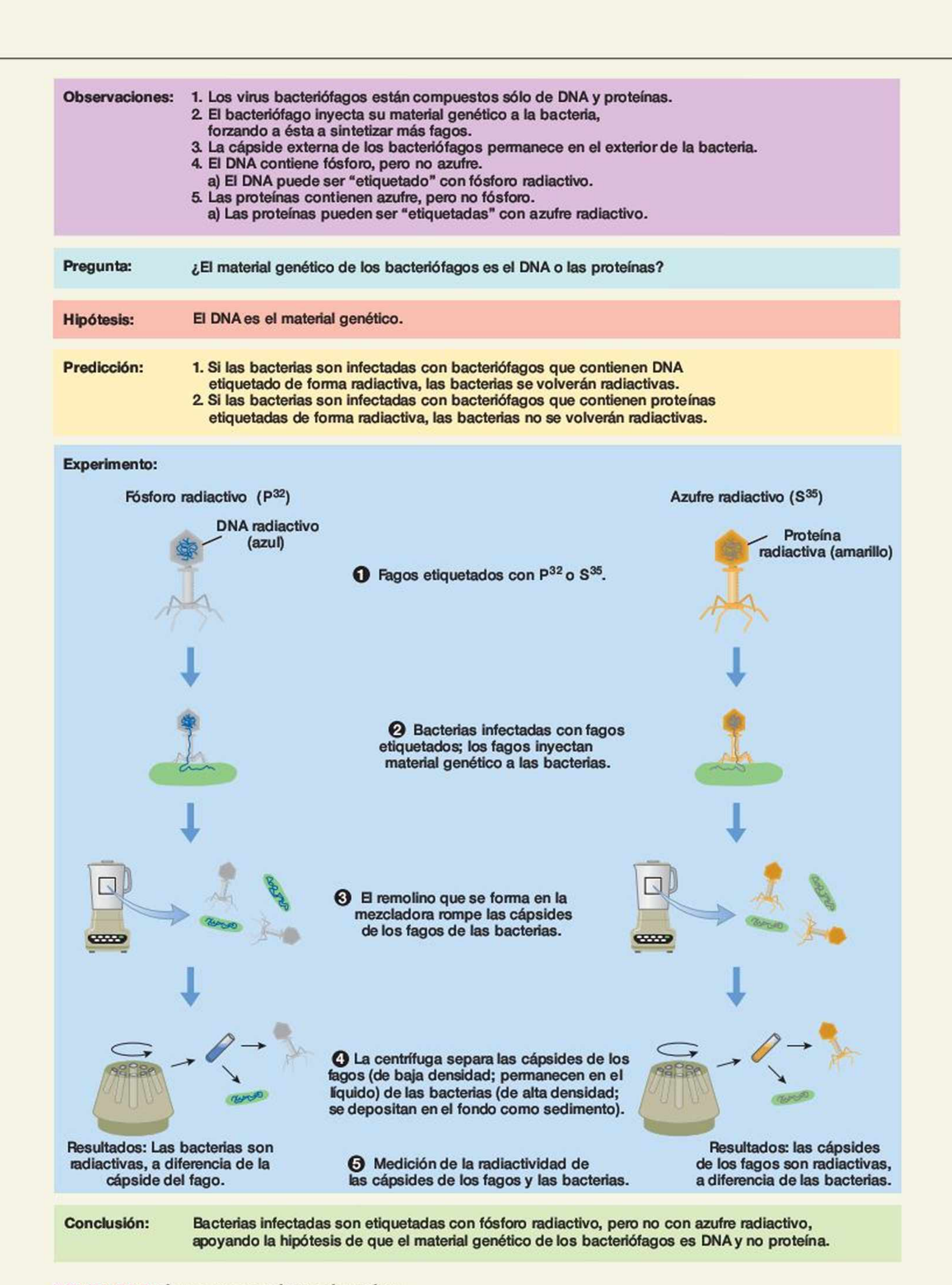


FIGURA E9-2 El experimento de Hershey-Chase

El DNA se compone de cuatro nucleótidos

Como explicamos en el capítulo 3, el DNA se compone de cuatro pequeñas subunidades llamadas **nucleótidos**. Cada nucleótido del DNA consta de tres partes (FIGURA 9-3): un grupo fosfato; un azúcar llamado *desoxirribosa,* y una de cuatro posibles **bases** nitrogenadas, que son **adenina (A), guanina (G), timina (T) o citosina (C).**

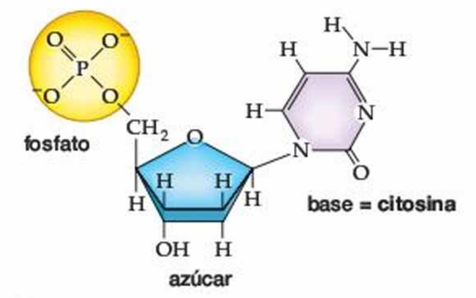


FIGURA 9-3 Nucleótidos del DNA

En la década de 1940, cuando el bioquímico Erwin Chargaff de la Universidad de Columbia analizó las cantidades de las cuatro bases del DNA de organismos tan diversos como las bacterias, erizos de mar, peces y humanos, encontró una curiosa regularidad. El DNA de cualquier especie contiene *cantidades iguales de adenina y timina,* así como *cantidades iguales de guanina y citosina.*

Esta regularidad, a menudo conocida como "regla de Chargaff", sin duda es significativa, pero casi pasaría otra década antes de que alguien descubriera lo que significaba en relación con la estructura del DNA.

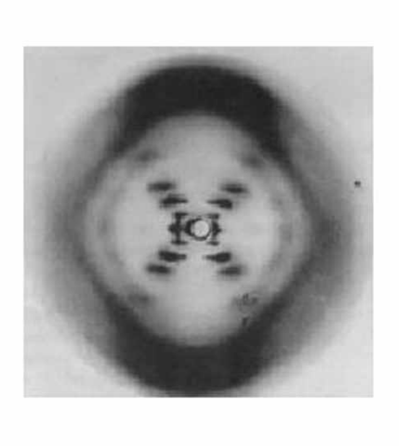
El DNA es una doble hélice de dos cadenas de nucleótidos

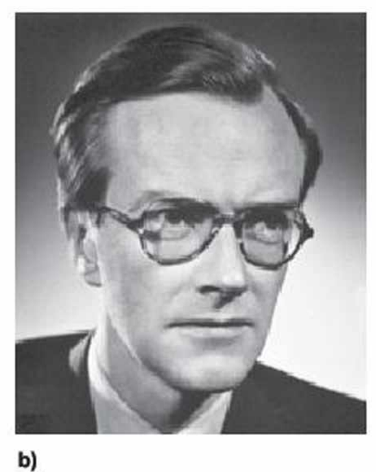
Determinar la estructura de cualquier molécula biológica no es una tarea sencilla, aun para los científicos de la actualidad. No obstante, a fines de la década de 1940, varios de ellos comenzaron a investigar la estructura del DNA. Los científicos británicos Maurice Wilkins y Rosalind Franklin emplearon la difracción por rayos X para estudiar la molécula del DNA. Bombardearon cristales de DNA purificado con rayos X y registraron la forma en que éstos rebotaban contra las moléculas de DNA (FIGURA 9-4a). Como se observa, el patrón de la "difracción" resultante no da una imagen directa de la estructura del DNA. Sin embargo, expertos como Wilkins y Franklin (FIGURA 9-4b, c) obtuvieron mucha información acerca del DNA a partir de este patrón. Primero, una molécula de DNA es larga y delgada con un diámetro uniforme de 2 nanómetros (2 mil millonésimas de metro). Segundo, el DNA es helicoidal; es decir, está retorcido como un sacacorchos. Tercero, la molécula de DNA consiste en subunidades que se repiten.

Los datos químicos y de difracción de rayos X no brindaron información suficiente a los investigadores para trabajar sobre la estructura del DNA, así que se necesitaba de algunas buenas especulaciones. Al combinar los datos obtenidos por Wilkins y Franklin con el conocimiento sobre cómo las complejas moléculas orgánicas se unen, así como la intuición de que "los objetos biológicos importantes vienen en pares", James Watson y Francis Crick propusieron un modelo para la estructura del DNA (véase "Investigación científica: El descubrimiento de la doble hélice"). Sugirieron que la molécula de DNA consiste en dos cadenas formadas de polímeros de nucleótidos de DNA enlazados (FIGURA 9-5). Dentro de cada cadena de DNA, el grupo fosfato de un nucleótido se enlaza con el azúcar del nucleótido siguiente en la misma cadena. Este enlace produce un "esqueleto" de azúcares y fosfatos covalentes enlazados en forma alterna. Las bases de nucleótidos sobresalen de este **esqueleto de azúcares y fosfatos.** Todos los nucleótidos dentro de una sola cadena de DNA están orientados en la misma dirección. Por consiguiente, los dos extremos de una cadena de DNA difieren; un extremo tiene un azúcar "libre" o no enlazado, y el otro extremo tiene un fosfato "libre" o no enlazado (véase la figura 9-5a). (Imagínate una larga fila de automóviles detenidos en una calle de un solo sentido en una noche; los faros de los autos siempre alumbran hacia delante, y las luces traseras siempre lo hacen hacia atrás).

Los puentes de hidrógeno entre bases complementarias mantienen unidas las dos cadenas de DNA

Watson y Crick propusieron que las dos cadenas de DNA se mantenían unidas por puentes de hidrógeno que se forman entre las bases sobresalientes de las dos cadenas individuales de DNA (véase la figura 9-5a). Estos enlaces confieren al DNA una estructura semejante a una escalera, con los esqueletos de azúcar-fosfato hacia fuera (formando los postes de la







a) b) c)

FIGURA 9-4 Estudios de difracción de rayos X realizados por Rosalind Franklin

a) La X formada por las manchas negras es característica de las moléculas helicoidales como el DNA. Las mediciones de diversos aspectos del patrón indican las dimensiones de la hélice del DNA; por ejemplo, la distancia entre las manchas negras corresponde a la distancia entre las vueltas de la hélice. ***b)*** Maurice Wilkins y ***c)*** Rosalind Franklin descubrieron muchas de las características del DNA al examinar cuidadosamente cada patrón de difracción de rayos X. Wilkins compartió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina con Watson y Crick en 1962. Sin embargo, Franklin falleció en 1958. Puesto que los Premios Nobel no se otorgan *post mortem*, sus contribuciones no recibieron el reconocimiento que merecían.

escalera) y las bases nitrogenadas hacia dentro (formando los peldaños). Sin embargo, las cadenas de DNA no son rectas, sino que están enrolladas una alrededor de la otra formando una **doble hélice** que se asemeja a una escalera que se retuerce a lo largo, como una escalera de caracol (véase la figura 9-5b).

Además de enrollarse una alrededor de la otra en la doble hélice, las dos cadenas del DNA están orientadas en sentidos opuestos, *es decir son antiparalelas.* (Otra vez, imagínate el tránsito de vehículos durante la noche, pero esta vez en dos carriles que van de norte a sur. Todos los automóviles en un

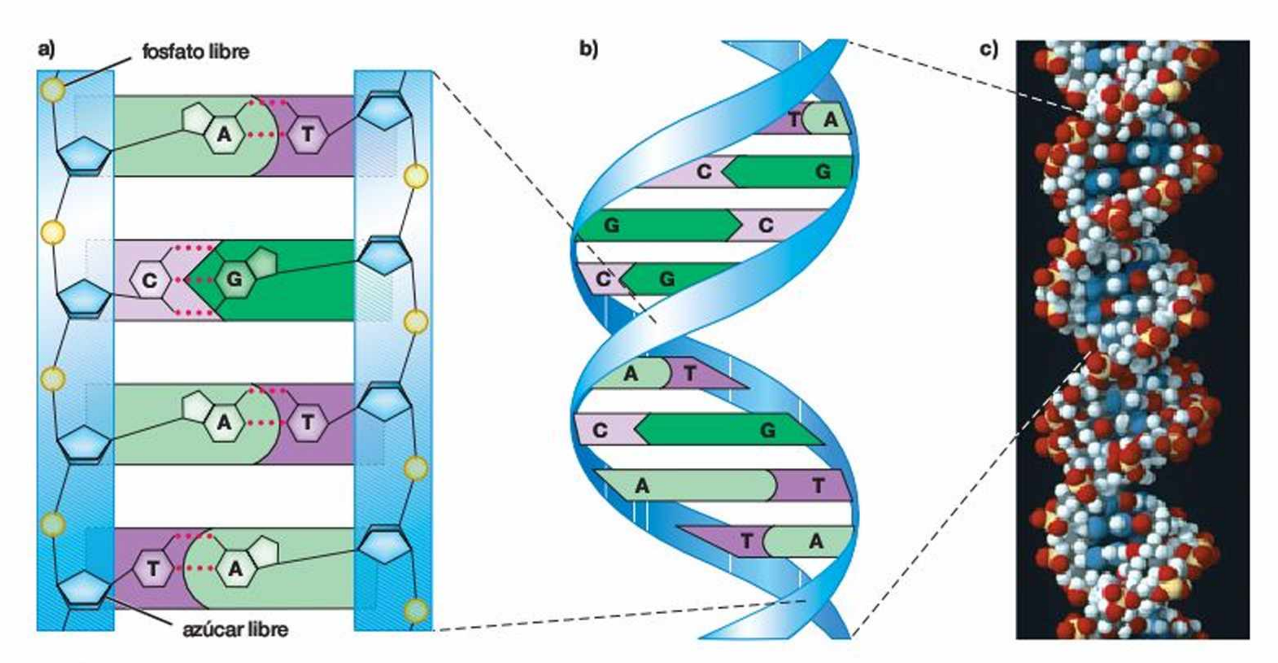


FIGURA 9-5 Modelo Watson-Crick de la estructura del DNA

a) Puente de hidrógeno entre pares de bases complementarias que mantiene juntas las dos cadenas de DNA. Tres puentes de hidrógeno (líneas punteadas rojas) unen la guanina con la citosina, y dos puentes de hidrógeno unen la adenina con la timina. Observa que cada cadena tiene un fosfato libre (círculo amarillo) en un extremo y un azúcar libre (pentágono azul) en el extremo opuesto. Además, las dos cadenas se desplazan en sentidos opuestos. ***b)*** Cadenas de DNA se enrollan una con la otra formando una doble hélice, como en una escalera de caracol, con el esqueleto de azúcar-fosfato formando los postes y los pares de bases complementarias, los peldaños. ***c)*** Modelo de la estructura de DNA que llena los espacios. **PREGUNTA: ¿Qué crees que sería más difícil de romper: un par de bases A-T o un par de bases C-G?**

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA El descubrimiento de la doble hélice

A principios de la década de 1950, muchos biólogos comprendieron que la clave para entender la herencia estaba en la estructura del DNA. Asimismo, sabían que quien dedujera la estructura correcta del DNA se haría acreedor a un reconocimiento, posiblemente el Premio Nobel. Linus Pauling del Caltech era el científico con más posibilidades de resolver el enigma de la estructura del DNA. Pauling probablemente sabía más acerca de la química de las macromoléculas orgánicas que cualquier otro científico vivo en esa época. Al igual que Rosalind Franklin y Maurice Wilkins, Pauling era un experto en las técnicas de difracción de rayos X. En 1950 empleó estas técnicas para demostrar que muchas proteínas estaban enrolladas formando hélices de una sola cadena (véase el capítulo 3). Sin embargo, Pauling tenía dos desventajas importantes. En primer lugar, durante años había concentrado sus esfuerzos en la investigación de las proteínas, así que disponía de muy pocos datos acerca del DNA. En segundo lugar, Pauling participaba activamente en el movimiento en favor de la paz. En esa época ciertos funcionarios del gobierno, entre ellos el senador Joseph McCarthy, consideraban que esta clase de actividades eran subversivas e incluso peligrosas para la seguridad nacional de Estados Unidos. Esta última desventaja resultaría decisiva.

Los segundos competidores con más posibilidades eran Wilkins y Franklin, los científicos británicos que se habían propuesto determinar la estructura del DNA mediante el estudio de patrones de difracción de rayos X. De hecho, eran los únicos que disponían de datos acertados acerca de la forma general de la molécula de DNA. Por desgracia para ellos, su enfoque metódico era demasiado lento.

La puerta estaba abierta para quienes finalmente descubrieron la doble hélice: James Watson y Francis Crick, dos científicos que carecían tanto del gran conocimiento de Pauling sobre los enlaces químicos como de la experiencia de Wilkins en el análisis con rayos X. Watson y Crick no hicieron experimentos en el sentido ordinario de la palabra; en cambio, emplearon su tiempo reflexionando sobre el DNA, para tratar de construir un modelo molecular que tuviera sentido y se ajustara a los datos. Watson y Crick trabajaban en Inglaterra, y Wilkins era muy abierto para comunicar sus datos y los de Franklin, así que Watson y Crick conocían muy bien toda la información de rayos X referente al DNA. Esta información era precisamente lo que le faltaba a Pauling. Ante las supuestas tendencias subversivas de Pauling, el Departamento de Estado de Estados Unidos se rehusó a expedirle un pasaporte para que pudiera salir del país, por lo que no pudo asistir a las reuniones donde Wilkins presentó sus datos, ni viajar a Inglaterra para hablar directamente con Franklin y Wilkins. Watson y Crick sabían que Pauling trabajaba en la estructura del DNA y les aterraba la posibilidad de que se les adelantara. En su libro *The Double Helix* (*La doble hélice*), Watson expone su convicción de que si Pauling hubiera visto las imágenes de rayos X "a más tardar en una semana, Linus habría determinado la estructura".

Quizá ahora estés pensando: "Un momento, esto no es justo, porque si el objetivo de la ciencia es llevar hacia delante el conocimiento, entonces todo mundo debería tener acceso a la información, y si Pauling era el mejor, tendría que haber descubierto la doble hélice primero". Tal vez. Pero, después de todo, los científicos son seres humanos. Aunque prácticamente todos quieren ver el progreso y los beneficios para la humanidad, cada uno quiere ser el responsable de fomentar el progreso y recibir el crédito y la gloria. Así que Linus Pauling permaneció en segundo plano por no conocer la información sobre los rayos X y no logró determinar la estructura del DNA (**FIGURA E9-3**). Inmediatamente después de que Watson y Crick descifraron la estructura del DNA, Watson la describió en una carta que envió a Max Delbruck, amigo y consejero en Caltech. Cuando Delbruck informó a Pauling acerca del modelo de la doble hélice del DNA, Pauling felicitó amablemente a Watson y Crick por su brillante trabajo. La competencia había terminado.

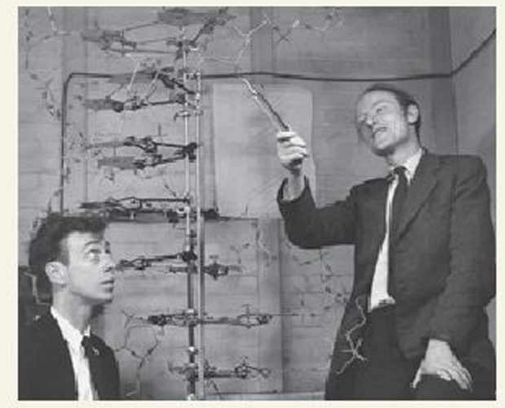


FIGURA E9-3 El descubrimiento del DNA James Watson y Francis Crick con un modelo de la estructura del DNA.

carril se dirigen hacia el norte, y los del otro carril van hacia el sur. Así que el piloto de un helicóptero solamente vería los faros delanteros de los autos que van por uno de los carriles y las luces traseras de los autos que van por el otro).

Observa con más cuidado los pares de bases unidos por puentes de hidrógeno que forman cada escalón de la escalera de doble hélice. Observa que la adenina forma puentes de hidrógeno sólo con la timina, y que la guanina forma puentes de hidrógeno sólo con la citosina (véase la figura 9-5a, b). Estos pares A-T y G-C se llaman **pares de bases complementarias** y su presencia explica los resultados de la "regla de Chargaff", en el sentido de que el DNA de una especie dada contiene iguales cantidades de adenina y timina, así como de citosina y guanina. Puesto que una A de una cadena de DNA siempre se aparea con una T de la otra cadena, la cantidad de A en el DNA siempre es igual a la cantidad de T. De manera similar, como una G en una cadena siempre se aparea con una C de otra cadena, la cantidad de G siempre es igual a la de C. Finalmente, observa el tamaño de las bases: la adenina y guanina son grandes, mientras que la timina y citosina son pequeñas.

Como la doble hélice sólo tiene pares A—T y G—C, todos los peldaños de la escalera del DNA tienen el mismo ancho. Por consiguiente, la doble hélice tiene un diámetro constante, precisamente como predijo el patrón de difracción de los rayos X.

El enigma de la estructura del DNA se había resuelto. El 7 de marzo de 1953, en The Eagle Pub en Cambridge, Inglaterra, Francis Crick proclamó ante los comensales: "Hemos descubierto el secreto de la vida." Esta afirmación no estaba lejos de la verdad. Aunque serían necesarios más datos para confirmar todos los detalles, al cabo de unos pocos años, este modelo revolucionó la biología, desde la genética hasta la medicina. Como veremos en los capítulos siguientes, la revolución continúa sus pasos.

9.3 ¿CÓMO CODIFICA EL DNA LA INFORMACIÓN?

Observa de nuevo la estructura del DNA que se muestra en la figura 9-5. ¿Te das cuenta de por qué tantos científicos tuvieron dificultad para pensar en el DNA como el portador de la información genética? Considera las múltiples características de un solo organismo. ¿Cómo es posible que el color de las plumas de un ave, el tamaño y la forma del pico, su destreza para construir nidos, su canto y capacidad para migrar estén determinados por una molécula compuesta por no más de cuatro partes sencillas?

La respuesta es que no es importante el *número* de diferentes subunidades, sino su *secuencia*. Dentro de una cadena de DNA, los cuatro tipos de bases pueden disponerse en cualquier orden, y esta secuencia es lo que codifica la información genética. Una analogía nos ayudará a comprender mejor: No se necesitan demasiadas letras para formar un lenguaje. El inglés tiene 26, pero el hawaiano sólo tiene 12, y el lenguaje binario de las computadoras solamente utiliza dos "letras" (0 y 1, o "encendido" y "apagado"). No obstante, estos tres lenguajes pueden formar miles de palabras diferentes. Una cadena de DNA que contenga sólo 10 nucleótidos de longitud puede tener más de un millón de posibles secuencias de las cuatro bases. Puesto que un organismo tiene millones de nucleótidos (como las bacterias) o miles de millones de éstos (como las plantas y los animales), las moléculas de DNA codifican una gran cantidad de información.

Desde luego, para que las palabras tengan sentido deben tener las letras correctas en la secuencia adecuada. En forma similar, un gen debe tener las bases correctas en la secuencia adecuada. Así como "afecto" y "efecto" tienen diferentes significados, y "ofecto" no significa nada, las distintas secuencias de las bases del DNA pueden codificar diferentes tipos de información o ninguna. Piensa en el estudio de caso al inicio de este capítulo. Todos los mamíferos "normales" tienen una secuencia de DNA que codifica la proteína miostatina funcional, la cual limita el crecimiento muscular. El ganado de la raza Belgian Blue tiene una mutación que cambia un gen normal por uno disparatado que ya no codifica una proteína funcional, así que sus músculos se desarrollan exageradamente.

En el capítulo 10 descubriremos cómo se emplea la información del DNA para producir las estructuras de las células vivas. En el resto de este capítulo examinaremos cómo se duplica el DNA durante la división celular para asegurar una copia exacta de esta información genética.

9.4 ¿CÓMO LOGRA LA DUPLICACIÓN DEL DNA ASEGURAR LA CONSTANCIA GENÉTICA DURANTE LA DIVISIÓN CELULAR?

La duplicación del DNA es un acontecimiento fundamental en la vida de una célula

En la década de 1850, el patólogo austriaco Rudolf Virchow se percató de que "todas las células provienen de células [preexistentes]". Todos los billones de células de tu cuerpo son descendientes (comúnmente llamadas *células hijas*) de otras células, que proceden de cuando eras un óvulo fecundado. Es más, casi cada célula de tu cuerpo contiene la misma información genética, que es igual a la que había en el óvulo fecundado. Para lograr esto, las células se reproducen por medio de un proceso complejo en el cual una célula madre se divide por la mitad, formando así dos células hijas (aprenderás más acerca de la división celular en el capítulo 11). Cada célula hija recibe una copia perfecta de la información genética de la célula madre. En consecuencia, en una etapa temprana de la división celular, la célula madre debe sintetizar dos copias exactas de su DNA, por medio de un proceso llamado **duplicación del DNA** (también conocido como replicación del DNA). Muchas células en un humano adulto nunca se dividen y, por consiguiente, no duplican su DNA. En la mayoría de los millones de células que *sí* se dividen, de manera irreversible, el inicio de la duplicación del DNA compromete a la célula a dividirse. Si una célula intentara duplicar su DNA, sin contar con suficiente materia prima o energía para completar el proceso, podría morir. Por eso, el momento de la duplicación se regula de forma cuidadosa, asegurando así que la duplicación del DNA no comience a menos que la célula esté lista para dividirse. Estos controles aseguran también que el DNA de la célula se replique *exactamente* una vez antes de cada división celular.

A través de un mecanismo complejo en el que participan muchas otras moléculas, la miostatina evita que las células premusculares repliquen su DNA. Así, las células dejan de dividirse y la cantidad de células musculares maduras se ve limitada. Como la miostatina mutada del ganado Belgian Blue no inhibe la duplicación del DNA, las células premusculares continúan dividiéndose para producir más células musculares.

Una vez que una célula "toma la decisión" de dividirse, duplica su DNA. Recuerda que el DNA es un componente de los cromosomas. Cada cromosoma contiene una molécula de DNA. La duplicación del DNA produce dos moléculas idénticas de DNA, una de las cuales se transferirá a cada una de las nuevas células hijas, como veremos en el capítulo 11.

La duplicación del DNA produce dos moléculas de DNA idénticas, cada una con una cadena original (parental) y otra nueva (cadena hija)

¿Cómo logra una célula copiar con exactitud su DNA? En el reporte de investigación en el que describían la estructura del DNA, Watson y Crick incluyeron una de las declaraciones más contundentes de toda la ciencia: "No hemos pasado por alto el hecho de que el apareamiento específico de bases que hemos postulado sugiere de inmediato un posible mecanismo de copiado del material genético." De hecho, el apareamiento de bases es el cimiento de la duplicación del DNA. Recuerda lo

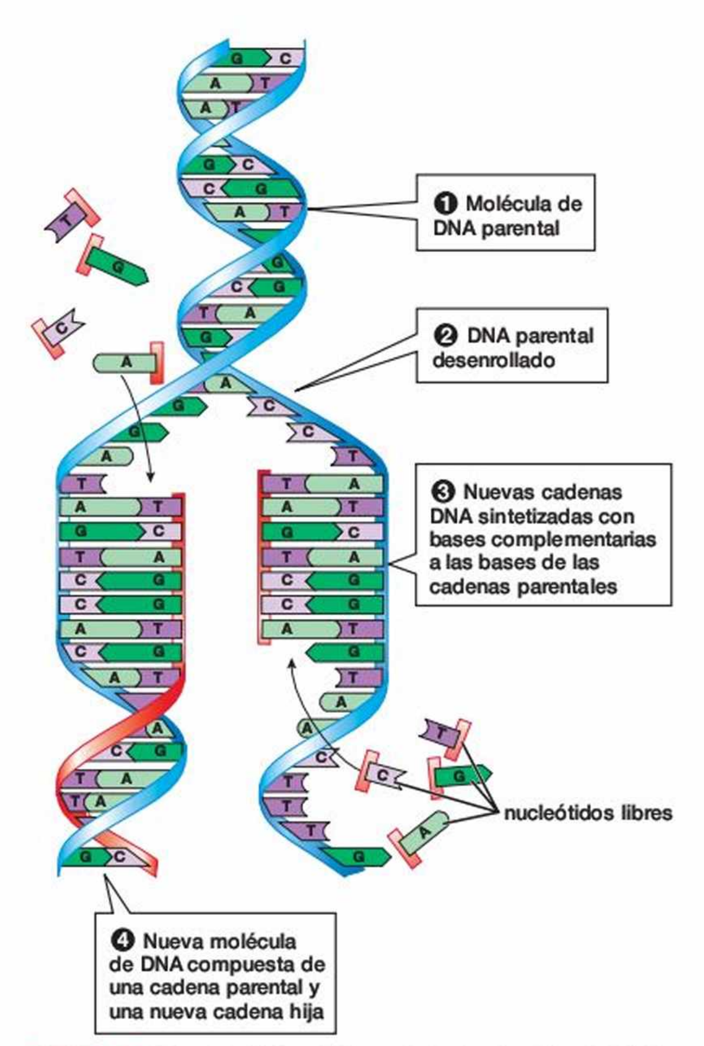


FIGURA 9-6 Características básicas de la duplicación del DNA Durante la duplicación, se separan las dos cadenas del DNA parental de doble hélice. Los nucleótidos libres que son complementarios de los que están en cada cadena parental se unen para formar nuevas cadenas hijas. Cada cadena parental y las nuevas cadenas hijas forman luego dos nuevas moléculas de DNA.

siguiente: las reglas para el apareamiento de bases son que una adenina en una cadena debe aparearse con una timina de la otra cadena, y una citosina debe aparearse con una guanina. Si una cadena indica ATG, por ejemplo, entonces la otra cadena debe indicar TAC. De esta forma, la secuencia de bases de cada cadena contiene toda la información necesaria para la duplicación de la otra cadena.

Conceptualmente, la duplicación del DNA es muy simple (FIGURA 9-6). Enzimas llamadas **DNA helicasas** separan la doble hélice del DNA parental, de manera que las bases de las dos cadenas de DNA dejan de formar pares entre sí. Ahora deben sintetizarse las cadenas de DNA complementarias a las dos cadenas parentales. Otras enzimas, llamadas **DNA polimerasas**, avanzan a lo largo de cada cadena separada de DNA parental, combinando las bases de la cadena con **nucleótidos libres** complementarios, sintetizados previamente en el citoplasma. La DNA polimerasa también une estos nucleótidos libres entre sí para formar dos nuevas cadenas de DNA, cada una complementaria respecto a una de las cadenas de DNA parentales. De esta forma, si una cadena de DNA parental indica TAG, la DNA polimerasa sintetizará una nueva cadena hija de DNA con la secuencia complementaria ATC. Para mayor información sobre cómo se duplica el DNA, véase "De cerca: estructura y duplicación del DNA".

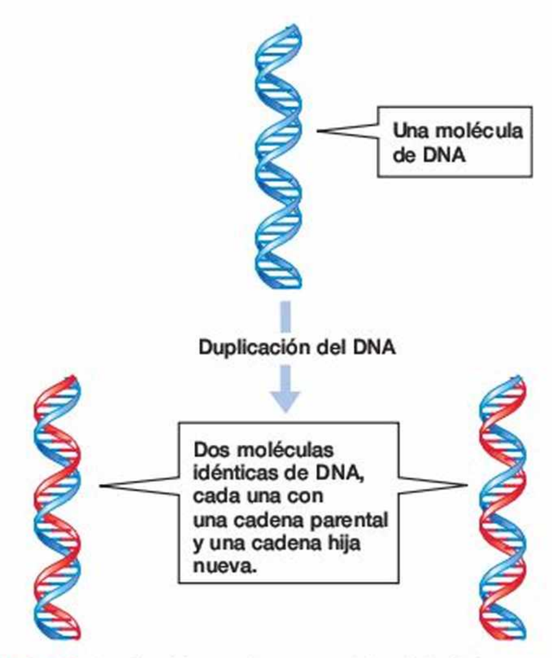


FIGURA 9-7 Duplicación semiconservativa del DNA

Una vez que termina la duplicación, una cadena DNA parental y su cadena hija de DNA recién sintetizada y complementaria se enrollan una alrededor de la otra y forman una molécula de DNA. Al mismo tiempo, la otra cadena parental y su cadena hija se enrollan una alrededor de la otra para formar una segunda molécula de DNA. Al formar una nueva molécula de DNA, el proceso de duplicación del DNA conserva una cadena de DNA parental y una nueva cadena hija recién sintetizada. Por eso, a este proceso se le conoce como **duplicación semiconservativa** (FIGURA 9-7).

Las secuencias de las bases de las nuevas moléculas de DNA son idénticas a la secuencia de las bases de la molécula de DNA parental y, por supuesto, entre sí.

En este punto, las dos nuevas moléculas de DNA son todavía parte de un solo cromosoma, mientras que la célula se prepara para dividirse. El DNA de cada cromosoma de la célula se duplica de la misma forma, de manera que todos los cromosomas contienen dos moléculas de DNA. Cuando la célula se divide, una molécula de DNA de cada cromosoma se envía a cada célula hija. Así, las dos células hijas normalmente reciben exactamente la misma información genética que contiene la célula madre.

9.5 ¿CÓMO OCURREN LAS MUTACIONES?

Ningún organismo vivo es perfecto, incluido el DNA de nuestras células. Los cambios en la secuencia de las bases del DNA, que a veces dan como resultado genes defectuosos, se llaman **mutaciones**. En la mayoría de las células, las mutaciones se reducen al mínimo gracias a la duplicación sumamente precisa del DNA, que "corrige" el nuevo DNA sintetizado y repara cualquier cambio que pudiera ocurrir en éste aunque no se estuviera duplicando el DNA.

ESTRUCTURA DEL DNA

Para comprender la duplicación del DNA, primero debemos regresar a su estructura. Recuerda que las dos cadenas de una doble hélice se desplazan en sentido contrario, es decir, son *antiparalelas*. Los bioquímicos siguen el rastro de los átomos de una molécula compleja asignándoles números. En el caso de un nucleótido, los átomos que forman las "esquinas" de la base son numerados del 1 al 6 para la citosina y timina de un solo anillo, o del 1 al 9 para la adenina y guanina de dos anillos. Los átomos de carbono del azúcar se numeran del 1′ al 5′. El símbolo primo (′) se emplea para distinguir los átomos del azúcar de los que están en la base. Los carbonos del azúcar se nombran del "1-primo" al "5-primo" (**FIGURA E9-4**).

El azúcar de un nucleótido tiene dos "extremos" que pueden participar en la síntesis del esqueleto de azúcar-fosfato en una cadena de DNA: un extremo 3′ que tiene un —OH (grupo hidroxilo) adherido al carbono 3′, y un extremo 5′ que tiene un grupo fosfato adherido al carbono 5′. Cuando se sintetiza una cadena de DNA, el fosfato de un nucleótido se enlaza con el grupo hidroxilo del nucleótido siguiente (**FIGURA E9-5**).

Esto, por supuesto, deja todavía un grupo hidroxilo libre en el carbono 3′ de un nucleótido, y un grupo fosfato libre en el carbono 5′ del otro nucleótido. Este patrón continúa sin importar cuántos nucleótidos estén unidos.

Los esqueletos de azúcar-fosfato de las dos cadenas de una doble hélice son antiparalelos. Así, en un extremo de la doble hélice, una cadena tiene un grupo azúcar libre, o extremo 3′, mientras que la otra cadena tiene un grupo fosfato libre, o extremo 5′. En el otro extremo de la doble hélice, los extremos de la cadena se invierten (**FIGURA E9-6**).

DUPLICACIÓN DEL DNA

La duplicación del DNA implica tres pasos principales (**FIGURA E9-7**). Primero, la doble hélice del DNA debe abrirse de forma que pueda "leerse" la secuencia de las bases. Después, deben sintetizarse las nuevas cadenas del DNA con las secuencias de las bases complementarias respecto de las bases de las dos cadenas parentales. En las células eucarióticas, una de las nuevas cadenas de DNA es sintetizada en fragmentos. Así que el tercer paso de la duplicación del DNA consiste en unir los fragmentos para formar una cadena continua de DNA. Un conjunto específico de enzimas se encarga de realizar cada paso.

La DNA helicasa separa las cadenas de DNA parentales Junto con diversas enzimas, la *DNA helicasa* ("la enzima que separa la doble hélice") actúa para romper los puentes de hidrógeno entre los pares de bases complementarias, que mantienen juntas las dos cadenas de DNA parentales. Esta acción separa y desenrolla la doble hélice parental y forma una "burbuja" de duplicación (figura E9-7a, b). Dentro de esta burbuja de duplicación, las bases de nucleótidos de estas cadenas de DNA parentales ya no forman pares entre sí. Cada burbuja de duplicación contiene dos "horquillas" de duplicación donde las dos cadenas de DNA parentales dejan sus nucleótidos expuestos que van a servir de molde para la síntesis de las nuevas cadenas hijas de DNA.

La DNA polimerasa sintetiza nuevas cadenas de DNA Las burbujas de duplicación son esenciales porque permiten a una segunda enzima, la *DNA polimerasa* ("enzima que hace un polímero de DNA"), tener acceso a las bases de cada cadena de DNA (figura E9-7c). En cada horquilla de duplicación, un complejo de DNA polimerasa y otras proteínas se enlazan a *cada cadena parental*. Por consiguiente, habrá dos complejos de DNA polimerasa, uno en cada cadena parental. La DNA polimerasa reconoce una base no apareada en la cadena parental y la combina con una base complementaria de un nucleótido libre. Por ejemplo, la DNA polimerasa aparea un nucleótido libre de timina a la base expuesta de adenina de la cadena parental. Luego, la DNA polimerasa cataliza la formación de nuevos enlaces covalentes, uniendo el fosfato del nucleótido libre entrante (el extremo 5′) con el azúcar del nucleótido que se agregó recientemente (el extremo 3′) de la cadena hija en crecimiento. De esta forma, la DNA polimerasa cataliza la unión en el esqueleto de azúcar-fosfato de la cadena hija.

La DNA polimerasa siempre se aleja del extremo 3′ de una cadena DNA parental (el extremo con un grupo azúcar libre) y va hacia el extremo 5′ (con un grupo fosfato libre); los nuevos nucleótidos siempre se agregan al extremo 3′ de la cadena hija. En otras palabras, la DNA polimerasa se mueve de 3′ a 5′ en una cadena parental y de forma simultánea de 5′ a 3′ en la cadena hija. Finalmente, puesto que las dos cadenas de DNA parentales de doble hélice están orientadas en sentido contrario,

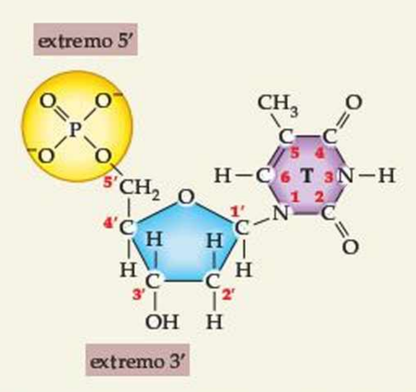


FIGURA E9-4 **Numeración de los átomos de carbono de un nucleótido**

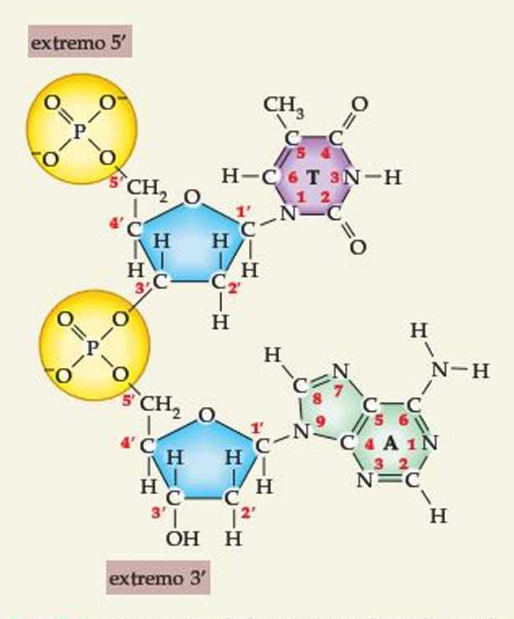


FIGURA E9-5 **Numeración de los átomos de carbono de un dinucleótido**

las moléculas de DNA polimerasa se mueven en sentidos opuestos en las dos cadenas parentales (figura E9-7c).

¿Por qué se forman burbujas de duplicación, en vez de comenzar simplemente en un extremo de la doble hélice y dejar que una molécula de DNA polimerasa una el DNA en una pieza continua en toda la trayectoria hacia el otro extremo? Bueno, los cromosomas eucarióticos son *muy* largos: los cromosomas humanos van desde "sólo" 23 millones de bases en el caso del cromosoma Y, que es relativamente pequeño, hasta 246 millones de bases para el cromosoma 1. El DNA eucariótico se copia con una rapidez de 50 nucleótidos por segundo; esto parece bastante rápido, sin embargo, tomaría de 5 a 57 días copiar los cromosomas humanos en una pieza continua. Para duplicar un cromosoma completo en un tiempo razonable, muchas enzimas DNA helicasa abren numerosas burbujas de duplicación, permitiendo que una gran cantidad de enzimas DNA polimerasa copien las cadenas parentales en segmentos pequeños. Las burbujas crecen conforme progresa la duplicación del DNA y se fusionan cuando hacen contacto entre ellas.

Los segmentos de DNA se unen por la DNA ligasa Ahora imagínate la DNA helicasa y la DNA polimerasa trabajando juntas (figura E9-7d). La DNA helicasa "aterriza" en la doble hélice y se desplaza a lo largo de ella para desenrollarla y separarla en cadenas. Como las dos cadenas de DNA van en sentidos opuestos, conforme se mueve la enzima DNA helicasa hacia el extremo 5' de una cadena parental, se mueve de forma simultánea hacia el extremo 3' de la otra cadena parental. Ahora visualiza las dos DNA polimerasas "aterrizando" en las dos cadenas separadas de DNA. Una DNA polimerasa (llamada polimerasa número 1) sigue detrás de la helicasa hacia el extremo 5' de la cadena parental y puede sintetizar una cadena DNA hija, completa y continua, llamada *cadena guía*. Sin embargo, en la otra cadena parental la DNA polimerasa número 2 se *aleja* de la helicasa, por lo que sólo puede catalizar la síntesis de un fragmento de la nueva cadena de DNA, llamada *cadena rezagada, la cual se sintetiza de manera discontinua*. Conforme la helicasa continúa desenrollando más la doble hélice, DNA polimerasas adicionales (números 3, 4, etc.), deben "aterrizar" en esta cadena y sintetizar más fragmentos de DNA. A estos segmentos de DNA que se sintetizan en la cadena rezagada se les conoce como *fragmentos de Okazaki*.

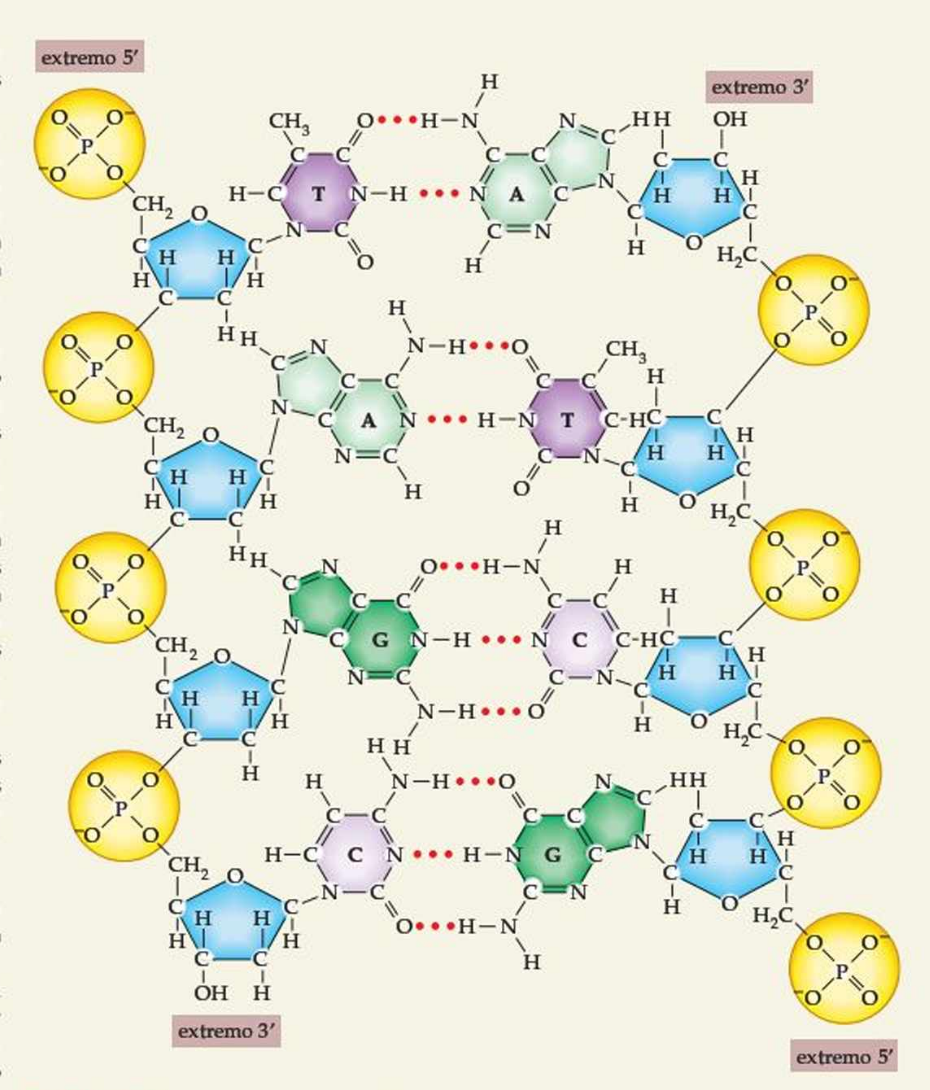
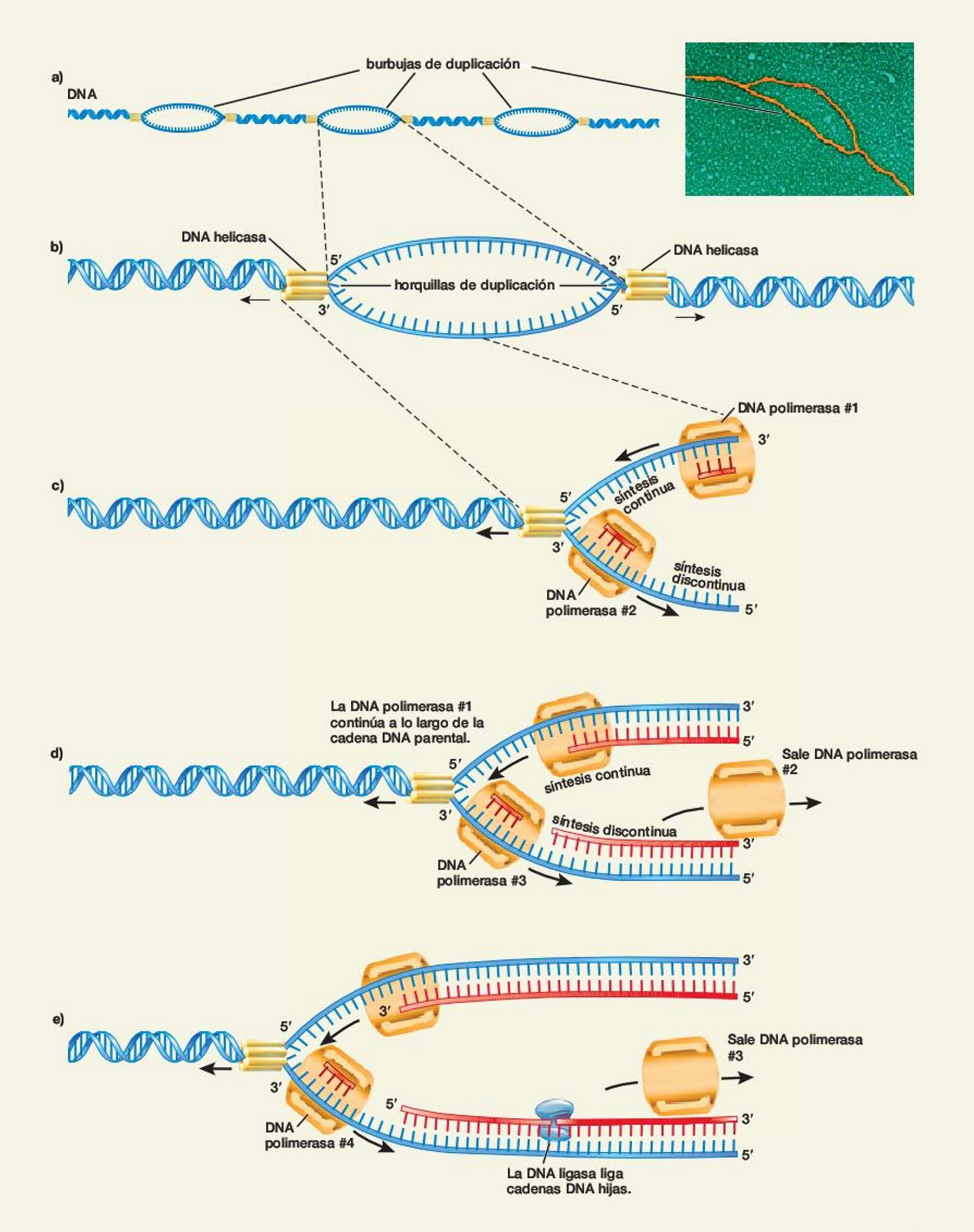


FIGURA E9-6 Las dos cadenas de DNA de doble hélice son antiparalelas

De esta forma, múltiples DNA polimerasas catalizan la síntesis de fragmentos de DNA de diversas longitudes. Cada cromosoma puede formar cientos de burbujas de duplicación. Dentro de cada burbuja hay una cadena guía, de decenas a cientos de miles de pares de nucleótidos de longitud, y de docenas a miles de *fragmentos de Okazaki* en las cadenas rezagadas, cada uno quizá con 100 a 200 pares de nucleótidos de longitud. De esta forma, una célula sintetiza millones de fragmentos de DNA mientras duplica un solo cromosoma. ¿Cómo se unen todos estos fragmentos? Éste es el trabajo que debe efectuar la tercera enzima importante, la **DNA ligasa** ("la enzima que liga el DNA"; figura E9-7e). Muchas de estas enzimas unen los fragmentos de DNA hasta que cada cadena hija contenga un polímero DNA largo y continuo.

FIGURA E9-7 Duplicación del DNA

a) Las enzimas DNA helicasas separan las cadenas parentales de un cromosoma para formar burbujas de duplicación. ***b)*** Cada burbuja de duplicación consiste en dos horquillas de duplicación, con cadenas de DNA "desenrolladas" entre horquillas. ***c)*** La DNA polimerasa cataliza la síntesis de nuevos segmentos de DNA. ***d)*** La DNA helicasa y la DNA polimerasa se desplazan a lo largo de la burbuja de duplicación. ***e)*** La DNA ligasa une los fragmentos de Okazaki pequeños de DNA en una sola cadena hija. **PREGUNTA: Durante la síntesis, ¿por qué la DNA polimerasa no se aleja de la horquilla de duplicación en ambas cadenas?**


a)
DNA
burbujas de duplicación
b)
DNA helicasa
5′
3′
horquillas de duplicación
3′
5′
DNA helicasa
c)
DNA polimerasa #1
3′
5′
síntesis continua
3′
síntesis discontinua
DNA polimerasa #2
5′
d)
La DNA polimerasa #1 continúa a lo largo de la cadena DNA parental.
3′
5′
5′
síntesis continua
Sale DNA polimerasa #2
3′
síntesis discontinua
3′
DNA polimerasa #3
5′
e)
3′
5′
3′
5′
Sale DNA polimerasa #3
3′
5′
3′
DNA polimerasa #4
5′
La DNA ligasa liga cadenas DNA hijas.

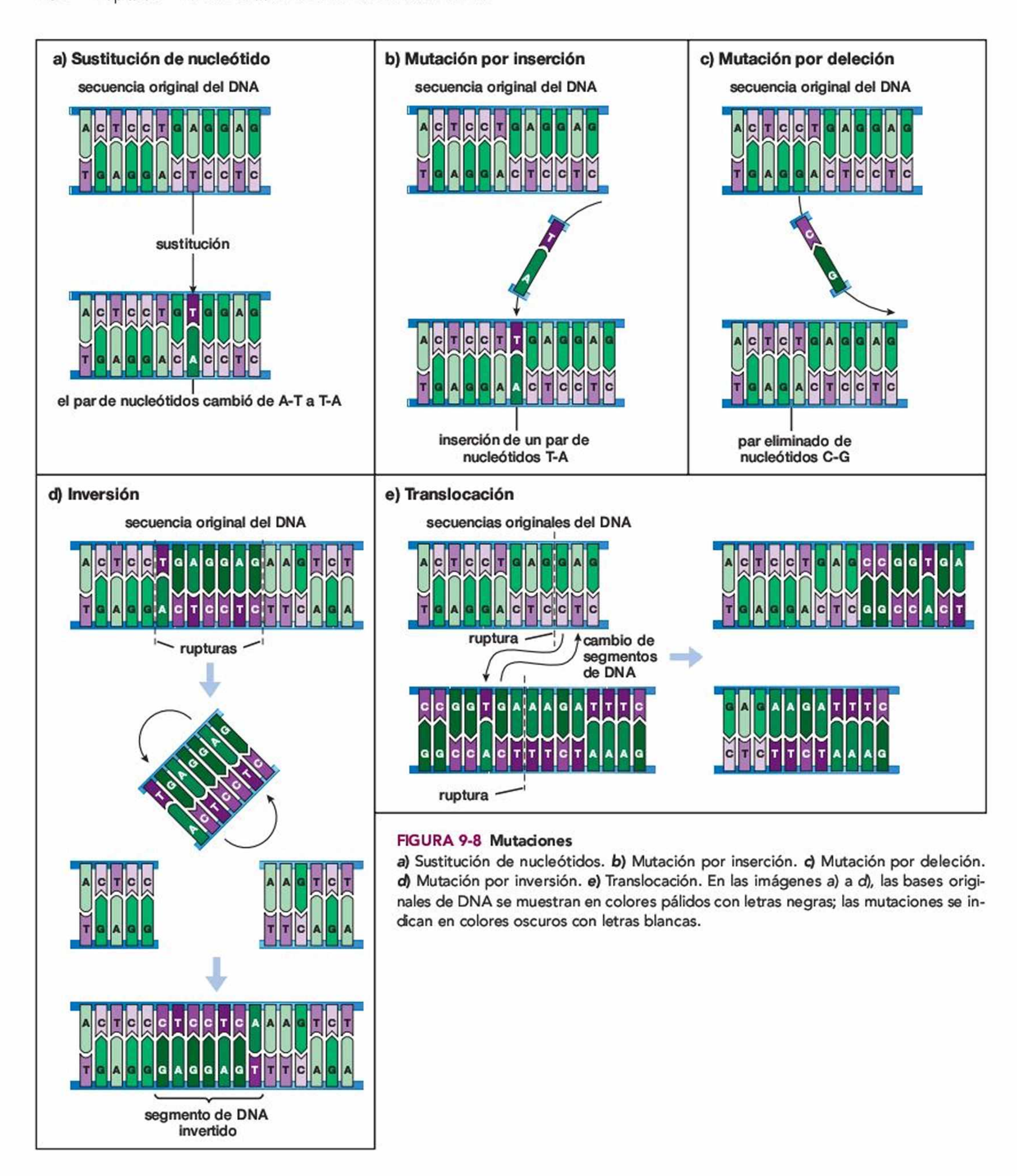


FIGURA 9-8 Mutaciones

a) Sustitución de nucleótidos. *b)* Mutación por inserción. *c)* Mutación por deleción. *d)* Mutación por inversión. *e)* Translocación. En las imágenes *a)* a *d)*, las bases originales de DNA se muestran en colores pálidos con letras negras; las mutaciones se indican en colores oscuros con letras blancas.

La duplicación exacta y la corrección del DNA permiten lograr una duplicación del DNA casi libre de errores

La especificidad de la formación de puentes de hidrógeno entre pares de bases complementarias permite una gran precisión en la duplicación del DNA. No obstante, la duplicación del DNA no es perfecta. La DNA polimerasa cataliza el enlace de las bases de forma incorrecta alrededor de una vez por cada 1000 a 100,000 pares de bases, en parte porque la duplicación es sumamente rápida (de aproximadamente 50 nucleótidos por

segundo en los humanos a 1000 por segundo en algunas bacterias). Sin embargo, las cadenas de DNA completas contienen sólo aproximadamente un error en cada cien millones o mil millones de pares de bases (en los humanos comúnmente es menor que uno por cromosoma en cada duplicación). Esta tasa de errores tan extraordinariamente baja se logra por la acción de una variedad de enzimas reparadoras del DNA que "corrigen" cada cadena hija durante la síntesis y después de ésta. Por ejemplo, algunas formas de la DNA polimerasa reconocen cualquier error en los pares de bases tan pronto como se comete. Este tipo de DNA polimerasa hace una pausa, corrige el error y luego continúa catalizando la síntesis de más DNA.

A veces se producen errores

A pesar de esta asombrosa precisión, ni nosotros ni cualquier otra forma de vida tiene DNA libre de errores. Además de los extraños errores que se cometen durante la duplicación normal del DNA, la diversidad de las condiciones ambientales puede dañar el DNA. Por ejemplo, ciertas sustancias químicas (como los componentes del humo del cigarro) y algunos tipos de radiación (como los rayos X y los rayos ultravioleta del Sol) aumentan la frecuencia de los errores en los pares de bases durante la duplicación, o incluso inducen los cambios en la composición del DNA entre duplicaciones. Casi todos estos cambios en la secuencia del DNA se fijan por medio de una variedad de enzimas reparadoras de la célula. Sin embargo, algunos errores persisten.

Las mutaciones van desde cambios en pares de nucleótidos solos hasta movimientos de grandes segmentos de cromosomas

Durante la duplicación, ocasionalmente hay un problema en el apareamiento entre un par de bases. Por lo general, las enzimas reparadoras reconocen esta situación, eliminan el nucleótido incorrecto y lo remplazan con otro que acepte una base complementaria. Sin embargo, algunas veces las enzimas remplazan al nucleótido *correcto* y no al incorrecto. El par de bases que resulta es complementario, pero es incorrecto. Estas **sustituciones de nucleótidos** se llaman también **mutaciones puntuales**, porque los nucleótidos individuales de la secuencia del DNA son cambiados (**FIGURA 9-8a**). Una **mutación por inserción** tiene lugar cuando uno o más pares de nucleótidos se insertan en la doble hélice del DNA (**FIGURA 9-8b**). Una **mutación por deleción** ocurre cuando uno o más pares de nucleótidos se eliminan de la doble hélice (**FIGURA 9-8c**).

Ocasionalmente se reordenan segmentos de cromosomas que varían en tamaño desde un solo par de nucleótidos hasta segmentos masivos de DNA. Una **inversión** ocurre cuando un segmento de DNA se elimina de un cromosoma, se voltea y se reinserta en la brecha que queda (**FIGURA 9-8d**). Una **translocación** se produce cuando un segmento de DNA, a menudo muy grande, se remueve de un cromosoma y se agrega a otro (**FIGURA 9-8e**).

Las mutaciones pueden tener varios efectos en la función

Las mutaciones a menudo son dañinas, como sucedería si se cambiaran de forma aleatoria las palabras a la mitad de una representación de *Hamlet*, de Shakespeare. Si son realmente dañinas, una célula o un organismo que heredara tal mutación moriría de inmediato. Sin embargo, algunas mutaciones no ejercen ningún efecto o, en muy raras ocasiones, incluso resultan benéficas, como veremos en el capítulo 10. Las mutaciones que son benéficas, al menos en ciertos ambientes, pueden verse favorecidas por la selección natural y son la base para la evolución de la vida en la Tierra (véase la unidad tres).

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

MÚSCULOS, MUTACIONES Y MIOSTATINA



El ganado de raza Belgian Blue presenta una *mutación por deleción* en su gen de miostatina. El resultado es que sus células dejan de sintetizar la proteína miostatina casi a la mitad del camino (en el capítulo 10 explicaremos por qué algunas mutaciones causan una síntesis truncada de las proteínas). Nadie sabe cómo surgió esta mutación particular.

Los humanos también tenemos miostatina; así que no es de sorprender que se presenten mutaciones en el gen correspondiente. Como probablemente sabes, un niño hereda dos copias de la mayoría de los genes, una de cada progenitor. Recientemente, en Alemania nació un niño que heredó de ambos padres una *mutación por sustitución* en su gen de miostatina. Esta mutación por sustitución en particular origina proteínas de miostatina cortas e inactivas. Desde los siete meses, este niño tenía muy desarrollados los músculos de pantorrillas, muslos y glúteos (**FIGURA 9-9**). A los cuatro años podía levantar una mancuerna de 3.18 kilos con cada mano, con sus brazos completamente extendidos en forma horizontal (inténtalo, no es una tarea fácil para los adultos).

Piensa en esto Las mutaciones pueden ser inofensivas, dañinas o benéficas. ¿A qué categoría pertenecen las mutaciones de la miostatina? Bueno, los ejemplares de la raza Belgian Blue son tan musculosos y, en consecuencia, tan grandes, que por lo general nacen por cesárea. Algunos llegan a tener músculos tan voluminosos que casi no pueden caminar. Por lo que respecta al niño alemán, hasta ahora, goza de buena salud. ¿Pero, qué sucederá cuando crezca? ¿Llegará a ser un gran atleta o su salud mermará conforme pase el tiempo? ¿O sucederán ambas cosas? Sólo el tiempo lo dirá.



FIGURA 9-9 Este niño de siete meses presenta un notorio desarrollo muscular en sus piernas, provocado por una mutación en su gen relacionado con la miostatina.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

9.1. ¿Cómo descubrieron los científicos que los genes están compuestos de DNA?

A principios del siglo xx, los científicos sabían que los genes estaban compuestos de proteínas o de DNA. Los estudios realizados por Griffith demostraron que es posible transferir genes de una cepa bacteriana a otra. Esta transferencia era capaz de transformar una cepa bacteriana inofensiva en una mortífera. Avery, MacLeod y McCarty demostraron que el DNA era la molécula capaz de transformar las bacterias. Por consiguiente, los genes debían estar compuestos de DNA.

9.2 ¿Cuál es la estructura del DNA?

El DNA se compone de subunidades llamadas nucleótidos, que están unidos entre sí formando largas cadenas. Cada nucleótido consta de un grupo fosfato, de azúcar dexorribosa de cinco carbonos y de una base nitrogenada. Hay cuatro bases en el DNA: adenina, guanina, timina y citosina. Dentro de cada DNA, dos cadenas de nucleótidos se enrollan una alrededor de la otra para formar una doble hélice. Dentro de cada cadena, el azúcar de un nucleótido se une al fosfato del nucleótido siguiente para formar un "esqueleto" de azúcar-fosfato en cada lado de la doble hélice. Las bases de nucleótidos de cada una de las cadenas se aparean en el centro de la hélice y se mantienen unidas por medio de puentes de hidrógeno. Sólo pares específicos de bases, llamados pares de bases complementarias, se enlazan en la hélice: la adenina se enlaza con la timina, y la guanina con la citosina.

Web tutorial 9.1 Estructura del DNA

9.3 ¿Cómo codifica el DNA la información?

La información del DNA se codifica en la secuencia de sus nucleótidos, tal como un idioma permite formar miles de palabras a partir de un número reducido de letras al variar la secuencia y cantidad de éstas en cada palabra; lo mismo hace el DNA para codificar grandes cantidades de información con diversas secuencias y cantidades de nucleótidos en diferentes genes.

9.4 ¿Cómo logra la duplicación del DNA asegurar la constancia genética durante la división celular?

Cuando las células se reproducen, deben duplicar su DNA de manera que cada célula hija reciba toda la información genética original. Durante la duplicación del DNA, las enzimas desenrollan las dos cadenas del DNA parentales. La enzima DNA polimerasa se enlaza con cada cadena de DNA parental, selecciona los nucleótidos libres con bases complementarias a los de las cadenas parentales y une los nucleótidos para formar nuevas cadenas de DNA. La secuencia de los nucleótidos en cada nueva cadena que se formó es complementaria respecto a la secuencia de la cadena parental. La duplicación es semiconservativa porque, una vez concluida, las dos nuevas moléculas de DNA consisten cada una en una cadena de DNA parental y una cadena hija complementaria recién sintetizada. Las dos nuevas moléculas de DNA, por consiguiente, son duplicados de la molécula del DNA parental.

Web tutorial 9.2 Duplicación del DNA

9.5 ¿Cómo ocurren las mutaciones?

Las mutaciones son cambios en la secuencia de los nucleótidos del DNA. La DNA polimerasa y otras enzimas reparadoras "corrigen" el DNA, reduciendo al mínimo el número de errores durante la duplicación, pues éstos ocurren. Otros cambios se presentan como resultado de la radiación y los daños causados por ciertas sustancias químicas. Las mutaciones incluyen sustituciones, inserciones, deleciones, inversiones y translocaciones. La mayoría de las mutaciones son dañinas o inofensivas, pero algunas son benéficas y pueden resultar favorecidas por la selección natural.

TÉRMINOS CLAVE

adenina (A) *pág. 154*
bacteriófago *pág. 152*
bases *pág. 154*
citosina (C) *pág. 154*
cromosoma *pág. 150*
DNA *pág. 151*
DNA helicasa *pág. 158*
DNA ligasa *pág. 160*
DNA polimerasa *pág. 158*
doble hélice *pág. 155*
duplicación del DNA *pág. 157*
duplicación semiconservativa *pág. 158*
esqueleto de azúcar-fosfato *pág. 154*
gen *pág. 150*
guanina (G) *pág. 154*
inversión *pág. 163*
mutación *pág. 158*
mutación por deleción *pág. 163*
mutación por inserción *pág. 163*
mutación puntual *pág. 163*
nucleótidos *pág. 154*
nucleótidos libres *pág. 158*
pares de bases complementarias *pág. 156*
sustitución de nucleótidos *pág. 163*
timina (T) *pág. 154*
translocación *pág. 163*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Dibuja la estructura general de un nucleótido. ¿Qué partes son idénticas en todos los nucleótidos y cuáles pueden variar?
2. Menciona los cuatro tipos de las bases nitrogenadas que se encuentran en el DNA.
3. ¿Cuáles bases son complementarias una de otra? ¿Cómo se mantienen juntas en la doble hélice del DNA?
4. Describe la estructura del DNA. ¿Dónde están las bases, azúcares y fosfatos en la estructura?
5. Describe el proceso de duplicación del DNA.
6. ¿Cómo ocurren las mutaciones? Describe los tipos principales de mutaciones.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Como viste en la sección de "Investigación científica: El descubrimiento de la doble hélice", los científicos de diferentes laboratorios a menudo compiten entre sí para lograr nuevos descubrimientos. ¿Piensas que esta competencia ayuda a fomentar los descubrimientos científicos? A veces los investigadores de diferentes laboratorios colaboran entre sí. ¿Qué ventajas ofrece la colaboración respecto a la competencia? ¿Qué factores podrían crear barreras a la colaboración y fomentar la competencia?
2. La información genética es codificada en la secuencia de los nucleótidos del DNA. Supongamos que esta secuencia en una cadena de DNA de una doble hélice codifica la información necesaria para sintetizar una molécula de hemoglobina. ¿Piensas que la secuencia de nucleótidos de la otra cadena de la doble hélice también codifica información útil? ¿Por qué? (Una analogía podría ayudar. Supongamos que el inglés fuera un "idioma complementario" con letras en los extremos opuestos del alfabeto complementarias entre sí; es decir, la A es complementaria de la Z, la B de la Y, la C de la X, y así sucesivamente. ¿Una frase compuesta de letras complementarias respecto a "Ser o no ser" tendría sentido?) Finalmente, ¿por qué piensas que el DNA tiene cadenas dobles?
3. En la actualidad, los adelantos científicos se realizan a un ritmo asombroso, y en ningún otro campo esto es más evidente que en nuestra comprensión de la biología de la herencia. Tomando el DNA como punto de partida, ¿consideras que existen límites en cuanto al conocimiento que las personas deberían adquirir? Defiende tu respuesta.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Crick, F. *What Mad Pursuit: A Personal View of Scientific Discovery*. Nueva York: Basic Books, 1998. Otra perspectiva de la carrera por determinar la estructura del DNA, por Francis Crick.

Gibss, W. W. "Peeking and Poking at DNA". *Scientific American (Explorations)*, 31 de marzo de 1997. Una actualización de las nuevas técnicas para el estudio de las moléculas de DNA, como la microscopia de fuerzas atómicas.

Judson, H. F. *The Eighth Day of Creation*. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1993. Una amena perspectiva histórica sobre el desarrollo de la genética.

Radman, M. y Wagner R. "The High Fidelity of DNA Duplication". *Scientific American*, agosto de 1988. La duplicación fiel de los cromosomas requiere de una duplicación razonablemente precisa de las secuencias del DNA y de una "corrección" final.

Rennie, J. "DNA's New Twists". *Scientific American*, marzo de 1993. Una revisión de la nueva información sobre la estructura y función del DNA.

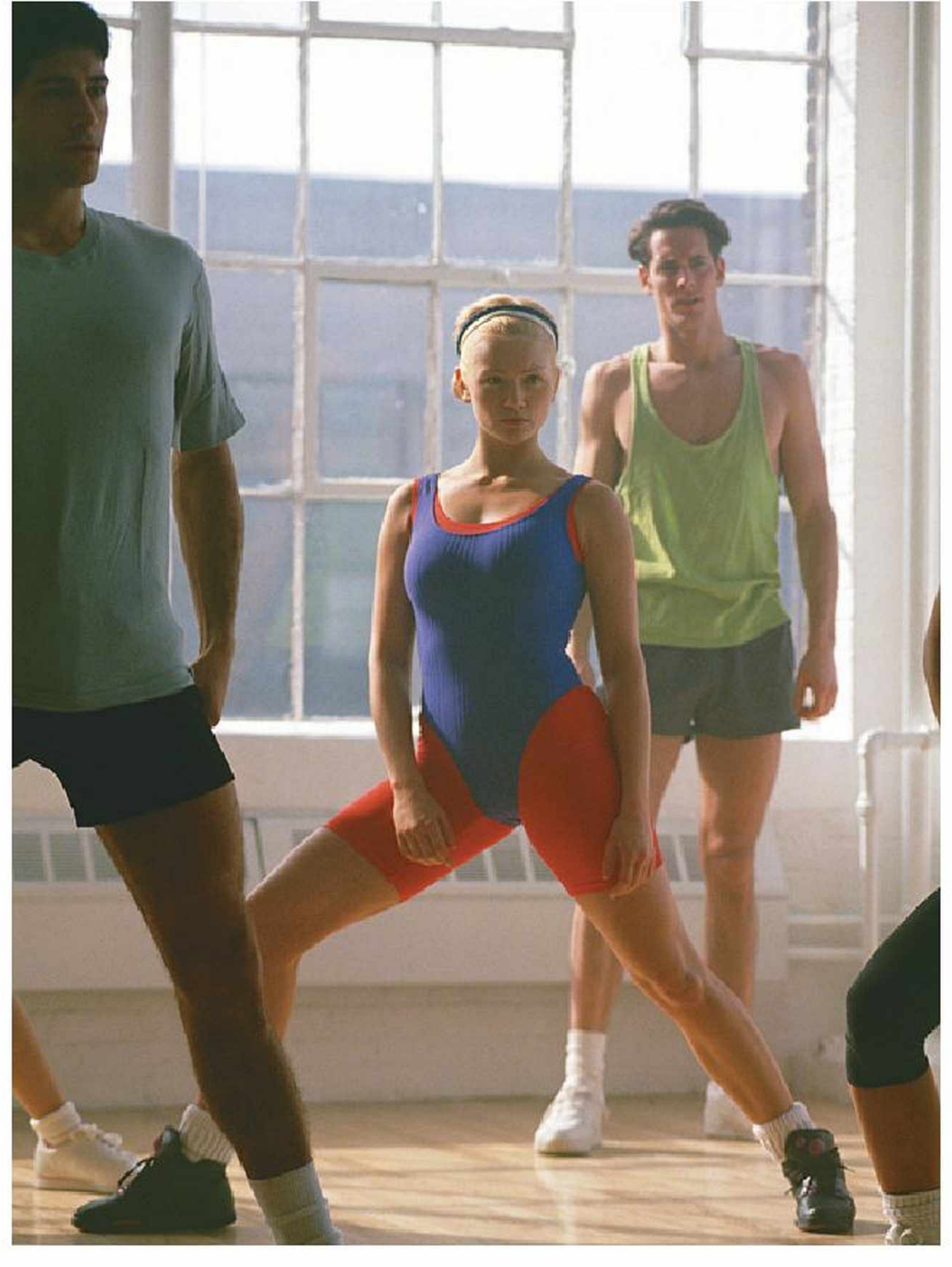
Watson, J. D. *The Double Helix*. Nueva York: Atheneum, 1968. Si todavía crees en la imagen que proyecta Hollywood de los científicos como maniacos y máquinas lógicas y despiadadas de sangre fría, no dejes de leer este libro. Aunque difícilmente podrían tomarse como modelos de comportamiento para los científicos del futuro, ¡Watson y Crick son indudablemente muy humanos!

Weinberg, R. "How Cancer Arises". *Scientific American*, septiembre de 1996. Una perspectiva general de la base molecular del cáncer: las mutaciones del DNA.

Wheelright, J. "Bad Genes, Good Drugs". *Discover*, abril de 2002. El proyecto del genoma humano ofrece un panorama de los trastornos genéticos y sus posibles tratamientos.

CAPÍTULO

10 Expresión y regulación de los genes



Muchas de las diferencias en la estructura corporal de hombres y mujeres pueden rastrearse a la actividad de un solo gen.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: ¡Viva la diferencia!

10.1 ¿Cuál es la relación entre los genes y las proteínas?

La mayoría de los genes contienen la información para la síntesis de una sola proteína

El DNA da las instrucciones para la síntesis de proteínas mediante intermediarios de RNA

Perspectiva general: La información genética se transcribe al RNA y se traduce en proteínas

El código genético utiliza tres bases para especificar un aminoácido

10.2 ¿Cómo se transcribe la información de un gen al RNA?

La transcripción se inicia cuando la RNA polimerasa se une al promotor de un gen

El alargamiento prosigue hasta que la RNA polimerasa llega a una señal de terminación

10.3 ¿Cómo se traduce la secuencia de bases de una molécula de RNA mensajero a proteínas?

El RNA mensajero transporta el código para la síntesis de proteínas del DNA a los ribosomas

Los ribosomas consisten en dos subunidades, cada una compuesta de RNA ribosómico y proteínas

Las moléculas de RNA de transferencia descifran la secuencia de bases del RNAm para obtener la secuencia de aminoácidos de una proteína

Durante la traducción, el RNAm, el RNAt y los ribosomas cooperan para sintetizar proteínas

Enlaces con la vida: Genética, evolución y medicina

Recapitulación: Para descifrar la secuencia de bases del DNA y obtener la secuencia de aminoácidos de una proteína son necesarias la transcripción y la traducción

10.4 ¿Cómo influyen las mutaciones del DNA en la función de los genes?

Las mutaciones tienen diversos efectos en la estructura y función de las proteínas

De cerca: La síntesis de proteínas, un asunto de alta energía

Las mutaciones suministran la materia prima de la evolución

10.5 ¿Cómo se regulan los genes?

La regulación de los genes en los procariotas

La regulación de los genes en los eucariotas

Investigación científica: El RNA ya no es sólo un mensajero

Las células eucarióticas regulan la transcripción de genes individuales, regiones de cromosomas o cromosomas enteros

Guardián de la salud: Sexo, envejecimiento y mutaciones

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO ¡Viva la diferencia!



ESTUDIO DE CASO ¡VIVA LA DIFERENCIA!

HOMBRES Y MUJERES son tan parecidos, pero a la vez tan diferentes. Las diferencias físicas entre hombres y mujeres son obvias, pero durante mucho tiempo, los biólogos tenían sólo vagas ideas acerca de las bases genéticas de esas diferencias. Hace menos de un siglo que Theophilus Painter descubrió el cromosoma Y. Varias décadas transcurrieron antes de que se aceptara de manera general que el cromosoma Y determina la naturaleza masculina de los hombres y de otros mamíferos. Pero, ¿cómo?

Una hipótesis sería que los genes en el cromosoma Y codifican la información de los genitales masculinos, de manera que fue posible predecir que cualquiera que tuviera un cromosoma Y tendría testículos y un pene. Pero los hombres también tienen todos los otros cromosomas que tienen las mujeres (aunque los hombres tienen sólo un cromosoma X, en vez de los dos que tienen las mujeres). ¿Por qué entonces los niños no desarrollan genitales masculinos *y* femeninos? Más aún, la mayoría de los genes necesarios para producir las características sexuales masculinas, incluidos los genitales, *no* están en el cromosoma Y. Las niñas poseen estos genes, entonces, ¿por qué no desarrollan genitales masculinos además de los femeninos?

En los varones, la acción de un solo gen localizado en el cromosoma Y activa el desarrollo masculino y desactiva el desarrollo femenino. Sin este gen todos seríamos seres físicamente femeninos. ¿Cómo es posible que un solo gen determine algo tan complejo como el sexo de un ser humano? En este capítulo examinaremos el flujo de información de los genes de un organismo a sus características físicas. Así como la información en un libro permanece oculta hasta que alguien lo abre y lee el texto, así también la información en los genes se utiliza o no en diferentes organismos, en las diversas células de un organismo individual y varias veces durante la vida de éste.

10.1 ¿CUÁL ES LA RELACIÓN ENTRE LOS GENES Y LAS PROTEÍNAS?

Con la información, por sí sola, *no se hace* nada. Por ejemplo, un plano describe en detalle la estructura de una casa, pero a menos que esa información se traduzca en hechos, nunca se construirá tal casa. De manera análoga, aunque la secuencia de las bases del DNA, que constituye el "plano molecular" de cada célula, contiene una cantidad increíble de información, el DNA no es capaz de efectuar ninguna acción por sí solo. Entonces, ¿cómo determina el DNA si somos hombres o mujeres, o si nuestros ojos son cafés o azules?

Las proteínas son los "obreros moleculares" de las células. Cada célula contiene un conjunto específico de proteínas, cuyas actividades determinan la forma, los movimientos, la función y la capacidad de reproducción de la célula, así como la síntesis de lípidos, carbohidratos y ácidos nucleicos. Por consiguiente, debe haber un flujo de información del DNA de los genes de una célula a las proteínas que realizan las funciones de ésta.

La mayoría de los genes contienen información para la síntesis de una sola proteína

Las células sintetizan moléculas en una serie de etapas ligadas llamadas *rutas o vías metabólicas.* Cada etapa de una ruta metabólica es catalizada por una enzima. (Recuerda que en los capítulos 3 y 6 se explicó que las enzimas son proteínas que catalizan una reacción química específica). Dentro de una misma ruta metabólica, el producto elaborado por una enzima se convierte en el sustrato de la siguiente enzima de la ruta, como una línea de ensamblaje molecular (véase la figura 6-13). ¿Cómo logran los genes codificar la información necesaria para producir estas vías?

La primera pista provino de los niños que nacen con un defecto en una o más rutas metabólicas. Por ejemplo, los defectos en el metabolismo de dos aminoácidos, fenilalanina y tirosina, son la causa del albinismo (que se caracteriza por la falta de pigmentación en la piel y en el cabello; véase el capítulo 12), de algunos tipos de retraso mental, como la fenilcetonuria (PKU, siglas de phenylketonuria). A principios del siglo XX, el médico inglés Archibald Garrod estudió la herencia de estos *errores congénitos del metabolismo* y formuló las siguientes hipótesis: **1.** Cada error congénito del metabolismo es causado por una versión defectuosa de una enzima específica; **2.** cada enzima defectuosa es causada por una versión defectuosa de un solo gen, y **3.** en consecuencia, por lo menos algunos genes deben codificar la información necesaria para la síntesis de enzimas.

Dada la tecnología de su tiempo y por las obvias limitaciones de los estudios de la genética humana, Garrod no logró probar de manera definitiva sus hipótesis, que fueron ignora-

a) Las características de crecimiento de una *Neurospora* normal y una mutante en un medio simple con diferentes complementos muestran que los defectos de un solo gen originan defectos en una sola enzima.

		Complementos agregados al medio				
		ninguno	ornitina	citrulina	arginina	Conclusiones
Neurospora normal						La *Neurospora* normal sintetiza arginina, citrulina y ornitina.
Mutantes con un solo defecto genético	A					El mutante A crece sólo si se agrega arginina. No puede sintetizar arginina porque tiene un defecto en la enzima 2; es necesario el gen *A* para la síntesis de arginina.
	B					El mutante B crece si se agrega ya sea arginina o citrulina. No puede sintetizar arginina porque tiene un defecto en la enzima 1. Es necesario el gen *B* para la síntesis de citrulina.

b) La ruta metabólica para la síntesis del aminoácido arginina comprende dos etapas, cada una catalizada por una enzima diferente.

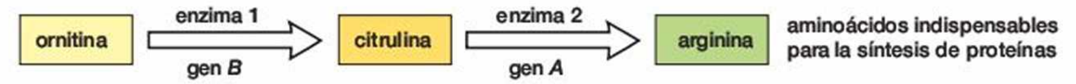


FIGURA 10-1 Experimentos de Beadle y Tatum con mutantes de Neurospora
PREGUNTA ¿Qué resultado esperarías de un mutante al que le falta una enzima necesaria para producir ornitina?

das. Sin embargo, a principios de la década de 1940, los genetistas George Beadle y Edward Tatum estudiaron las rutas metabólicas de un moho que se desarrolla comúnmente en el pan, *Neurospora crassa*, para demostrar que Garrod tenía razón.

Aunque el hongo *Neurospora* se encuentra normalmente en el pan que tiene varios días de elaborado, puede sobrevivir con una dieta mucho más simple. Todo lo que necesita es una fuente de energía como el azúcar, unos cuantos minerales y vitamina B_6. En esas condiciones, el hongo *Neurospora* fabrica las enzimas necesarias para elaborar prácticamente todas sus moléculas orgánicas, incluidos los aminoácidos. (En contraste, los seres humanos no somos capaces de sintetizar muchas vitaminas ni tampoco nueve de los 20 aminoácidos más comunes, por lo que debemos obtenerlos de los alimentos). El moho *Neurospora*, como cualquier organismo, puede sufrir mutaciones en algunos de sus genes. Beadle y Tatum utilizaron *Neurosporas* mutantes para probar la hipótesis de que muchos de los genes de un organismo codifican la información necesaria para sintetizar enzimas. De ser cierta esta hipótesis, una mutación de un gen determinado afectaría la síntesis de una enzima específica. Sin esta enzima, una de las rutas metabólicas del moho no funcionaría adecuadamente. El moho sería incapaz de sintetizar algunas de las moléculas orgánicas, como ciertos aminoácidos, que necesita para sobrevivir. Estas *Neurosporas* mutantes podrían crecer en un medio simple de azúcar, minerales y vitamina B_6 sólo si las moléculas orgánicas faltantes se añadieran al medio.

Beadle y Tatum indujeron mutaciones en *Neurospora* exponiéndolas a rayos X. Algunas de estas mutantes podrían crecer en un medio simple si se agregaba a éste el aminoácido arginina, que se sintetiza a partir de la citrulina, la cual, a la vez, se sintetiza a partir de la ornitina (**FIGURA 10-1b**). La cepa mutante A podría crecer sólo si recibía un complemento de arginina, pero no si se le administraba un complemento de citrulina o de ornitina (**FIGURA 10-1a**). Por consiguiente, esta cepa tenía un defecto en la enzima que transforma la citrulina en arginina. La cepa mutante B crecía si recibía un complemento, ya fuera de arginina o de citrulina, pero no si el complemento era de ornitina (véase la figura 10-1a). Esta cepa mutante tenía un defecto en la enzima que convierte la ornitina en citrulina. Puesto que una mutación en un solo gen afectaba a una sola enzima dentro de una ruta metabólica única, Beadle y Tatum llegaron a la conclusión de que un gen codifica la información para una sola enzima. La importancia de esta observación se reconoció en 1958 con el otorgamiento de un Premio Nobel a estos científicos, compartido además por Joshua Lederberg, uno de los discípulos de Tatum.

Casi todas las enzimas son proteínas, pero muchas de las proteínas que hay en las células no son enzimas. Por ejemplo, la queratina es una proteína estructural del pelo y las uñas, pero no cataliza reacciones químicas. Además, muchas enzimas se componen de más de una subunidad proteica. Por ejemplo, la DNA polimerasa está compuesta de más de una docena de proteínas. De manera que la relación de "un gen, una enzima" de Beadle y Tatum se precisó tiempo después como "un gen, una proteína". (Como recordarás del capítulo 3, una proteína es una cadena de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos. Dependiendo de la longitud de la cadena, las proteínas se clasificarán como péptidos [cadenas cortas] o polipéptidos [cadenas largas]. En este libro generalmente llamamos proteína a cualquier cadena de aminoácidos, independientemente de su longitud). Existen excepciones a la regla de "un gen, una proteína", incluidas varias en las cuales el producto final de un gen no es una proteína, sino un ácido nucleico llamado *ácido ribonucleico*, que se describirá en el siguiente apartado. No obstante, como generalización, la mayoría de los genes codifican la información para una secuencia de aminoácidos de una proteína.

El DNA da las instrucciones para la síntesis de proteínas mediante intermediarios de RNA

El DNA de una célula eucariótica se aloja en el núcleo celular, pero la síntesis de proteínas se efectúa en los ribosomas del citoplasma (véase el capítulo 5). Por lo tanto, es imposible que el DNA dirija directamente la síntesis de proteínas. Debe haber un intermediario, es decir, una molécula que lleve la información del DNA en el núcleo a los ribosomas del citoplasma. Esta molécula es el **ácido ribonucleico**, o **RNA**.

El RNA es similar al DNA, pero difiere estructuralmente en tres aspectos: **1.** el RNA está constituido normalmente de una sola cadena; **2.** el RNA tiene el azúcar ribosa (en vez de desoxirribosa) en su esqueleto, y **3.** el RNA tiene la base uracilo en vez de la base timina del DNA (**tabla 10-1**).

Tabla 10-1 Comparación entre el DNA y el RNA

	DNA	RNA	
Cadenas	2	1	
Azúcar	Desoxirribosa	Ribosa	
Tipos de bases	adenina (A), timina (T,) citosina (C), guanina (G)	adenina (A), uracilo (U), citosina (C), guanina (G)	
Pares de bases	DNA–DNA A–T T–A C–G G–C	RNA–DNA A–T U–A C–G G–C	RNA–RNA A–U U–A C–G G–C
Función	Contiene genes; en la mayoría de éstos la secuencia de bases determina la secuencia de aminoácidos de una proteína	**RNA mensajero (RNAm):** lleva el código de un gen codificador de proteína del DNA a los ribosomas	
		RNA ribosómico (RNAr): se combina con proteínas para formar ribosomas, que son las estructuras que enlazan aminoácidos para formar proteínas	
		RNA de transferencia (RNAt): lleva los aminoácidos a los ribosomas	

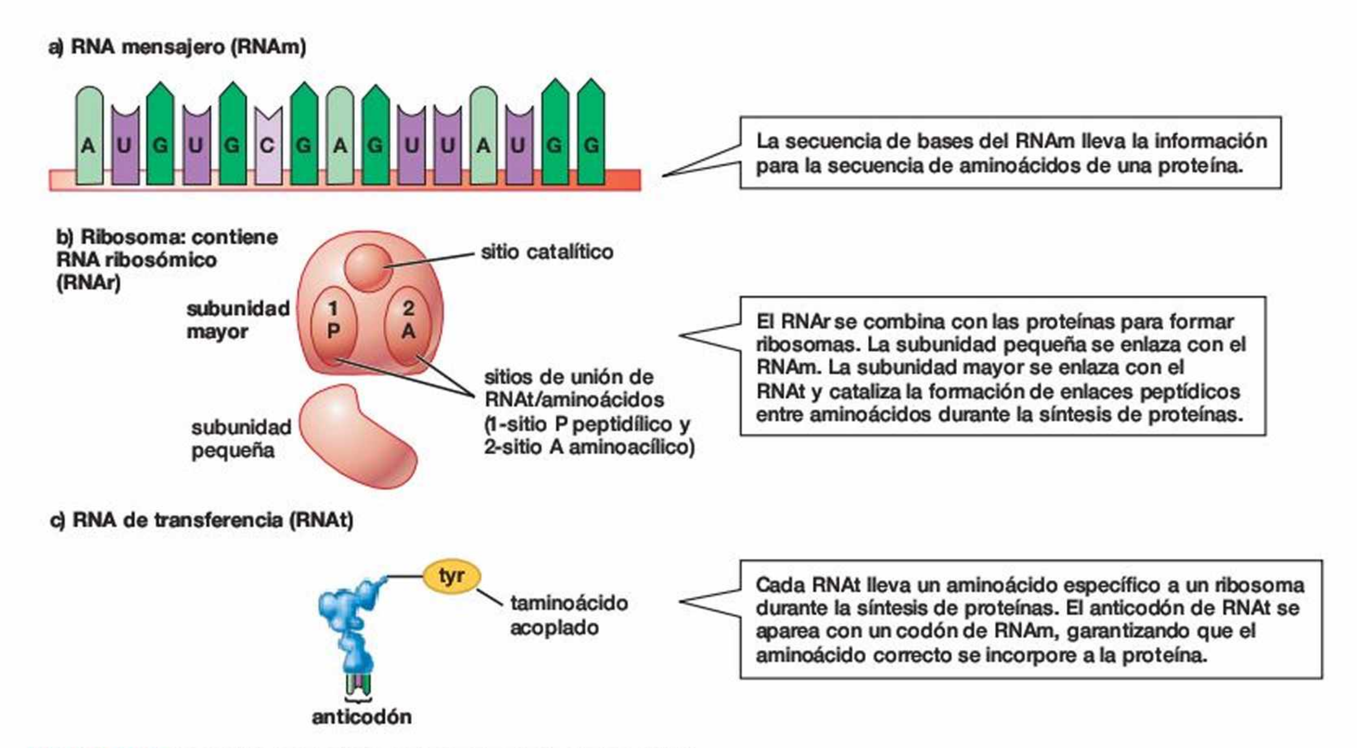


FIGURA 10-2 Las células sintetizan tres tipos principales de RNA

El DNA codifica la síntesis de tres tipos principales de RNA: el **RNA mensajero (RNAm), el RNA ribosómico (RNAr)** y el **RNA de transferencia (RNAt)** (FIGURA 10-2). Todas estas moléculas de RNA intervienen en la traducción de la secuencia de nucleótidos de los genes en la secuencia de aminoácidos de las proteínas. Dentro de poco examinaremos sus funciones con mayor detenimiento.

Perspectiva general: La información genética se transcribe al RNA y se traduce en proteínas

La información del DNA se utiliza para dirigir la síntesis de proteínas mediante un proceso que ocurre en dos etapas (FIGURA 10-3 y tabla 10-2):

1. Durante la síntesis de RNA, o **transcripción** (véase la figura 10-3a), la información contenida en el DNA de un gen específico se copia en el RNA mensajero (RNAm), RNA de transferencia (RNAt) o RNA ribosómico (RNAr). Así que un gen es un segmento de DNA que puede ser copiado, o transcrito, en RNA. La transcripción es catalizada por una enzima, la RNA polimerasa. En las células eucarióticas, la transcripción se realiza en el núcleo.

2. Como veremos dentro de poco, la secuencia de nucleótidos del RNAm codifica la secuencia de aminoácidos de una proteína. Durante la síntesis de proteínas, o **traducción** (véase la figura 10-3b), esta secuencia de nucleótidos de RNAm se decodifica. El RNA ribosómico se combina con docenas de proteínas para formar una estructura compleja llamada **ribosoma**. Las moléculas del RNA de transferencia llevan aminoácidos individuales al ribosoma. El RNA mensajero se enlaza con el ribosoma, donde el apareamiento de bases entre el RNAm y el RNAt convierte la secuencia de nucleótidos del RNAm en la secuencia de aminoácidos de la proteína. En las células eu-

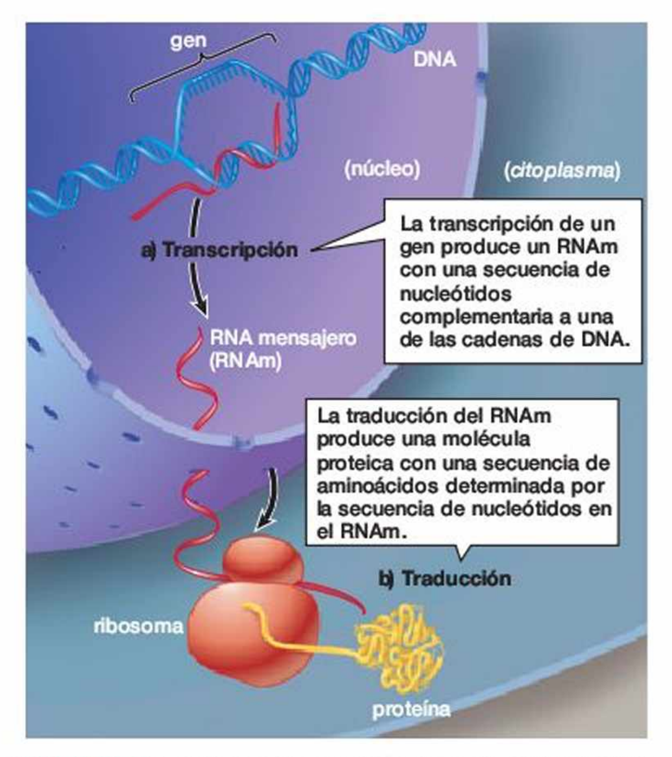


FIGURA 10-3 La información genética fluye del DNA al RNA y luego a la proteína
a) Durante la transcripción, la secuencia de nucleótidos de un gen especifica la secuencia de nucleótidos de una molécula de RNA complementaria. En el caso de los genes codificadores de proteínas, el producto es una molécula de RNAm que sale del núcleo y entra en el citoplasma. ***b)*** Durante la traducción, la secuencia de nucleótidos de una molécula de RNAm especifica la secuencia de aminoácidos de una proteína.

Tabla 10-2 Procesos que intervienen en el uso y la herencia de la información genética

Proceso	Información para el proceso	Producto	Enzima o estructura principal que interviene en el proceso	Tipo de apareamiento de bases necesario
Transcripción (síntesis de RNA)	Segmentos cortos de una cadena de DNA	Una molécula de RNA (RNAm, RNAt, RNAr)	RNA polimerasa	DNA-RNA: las bases de DNA forman pares con las bases de RNA en la nueva molécula de RNA.
Traducción (síntesis de proteína)	RNAm	Una molécula de proteína	Ribosoma (también se necesita RNAt)	RNAm-RNAt: el codón del RNAm forma pares de bases con el anticodón del RNAt.
Duplicación (síntesis de DNA; ocurre sólo antes de la división celular)	Ambas cadenas de DNA en su totalidad	Dos moléculas de DNA (cada una con una cadena parental y una hija)	DNA polimerasa	DNA-DNA: las bases de DNA de cada cadena parental se aparean con las bases de DNA de las cadenas recién sintetizadas

carióticas, los ribosomas se encuentran en el citoplasma, de manera que la traducción ocurre también ahí.

Es fácil confundir los términos *transcripción* y *traducción*. Comparar sus acepciones comunes con los significados biológicos ayudará a comprender la diferencia. En el lenguaje cotidiano, *transcribir* significa hacer una copia escrita de algún texto, casi siempre en el mismo idioma. En una corte, por ejemplo, el testimonio verbal se transcribe a una copia escrita, y tanto las declaraciones del testigo como las transcripciones están en el mismo idioma. En biología, *transcripción* es el proceso de copiar información de DNA en RNA usando el "lenguaje" común de los nucleótidos. En contraste, el término *traducción* significa comúnmente la acción y efecto de convertir palabras de un lenguaje a otro diferente. De manera similar, en biología, *traducción* significa convertir información del "lenguaje de los nucleótidos" del RNA al "lenguaje de los aminoácidos" de las proteínas.

El código genético utiliza tres bases para especificar un aminoácido

Investigaremos tanto la transcripción como la traducción con más detalle en los apartados 10.2 y 10.3. Sin embargo, primero, veamos cómo los genetistas rompieron la barrera del lenguaje, es decir, cómo el lenguaje de secuencias de nucleótidos en el DNA y el RNA mensajero se traduce al lenguaje de las secuencias de los aminoácidos en las proteínas. Esta traducción depende de un "diccionario" llamado código genético.

El **código genético** traduce la secuencia de bases en los ácidos nucleicos en la secuencia de aminoácidos en las proteínas. Pero, ¿qué combinaciones de bases representan a cuáles aminoácidos? Tanto el DNA como el RNA contienen cuatro diferentes bases: A, T (o U en el RNA), G y C (véase la tabla 10-1). Sin embargo, las proteínas se componen de 20 aminoácidos diferentes. Por consiguiente, una sola base no puede ser el código de un único aminoácido, simplemente porque no hay suficientes bases distintas. El código genético depende de una secuencia corta de bases para codificar cada aminoácido. Si una secuencia de dos bases fuera el código de un aminoácido, habría 16 combinaciones posibles, que tampoco son suficientes para representar los 20 aminoácidos. En cambio, una secuencia de tres bases da 64 combinaciones posibles, lo que es más que suficiente. En el supuesto de que la naturaleza funciona de la forma que resulta más económica, los biólogos formularon la hipótesis de que el código genético debe ser un código de tripletes: tres bases especifican un solo aminoácido. Francis Crick y tres colaboradores demostraron en 1961 que esta hipótesis era correcta.

Para que un lenguaje cualquiera pueda comprenderse, quienes lo utilizan deben saber el significado de las palabras, dónde comienza y termina cada palabra, y dónde comienzan y terminan las oraciones. Para descifrar las "palabras" del código genético, los investigadores trituraron bacterias y aislaron los componentes necesarios para sintetizar proteínas. A esta mezcla agregaron RNAm artificial, lo que les permitió controlar qué "palabras" se transcribirían. Los investigadores entonces podían ver cuáles aminoácidos se incorporaban en las proteínas resultantes. Por ejemplo, una cadena de RNAm compuesta en su totalidad de uracilo (UUUUUUUU ...) hacía que la mezcla sintetizara una proteína compuesta exclusivamente del aminoácido fenilalanina. Por lo tanto, el triplete UUU debe especificar la fenilalanina. Puesto que el código genético se descifró usando estos RNAm artificiales, el código suele escribirse en términos de los tripletes de bases del RNAm (y no en términos del DNA) que codifican cada aminoácido (tabla 10-3). Estos tripletes de RNAm se llaman **codones**.

¿Y qué sucede con la puntuación? Puesto que una molécula de RNAm puede contener cientos o incluso miles de bases, ¿cómo reconoce la célula dónde comienza y dónde termina un codón o el código de una proteína entera? Todas las proteínas comienzan originalmente con el mismo aminoácido: la metionina (aunque bien puede eliminarse después de sintetizar la proteína). La metionina se especifica mediante el codón AUG, que se conoce como el **codón de inicio**. Tres codones —UAG, UAA y UGA— son **codones de terminación o de "alto"**. Cuando el ribosoma encuentra un codón de terminación, libera tanto la proteína recién sintetizada como el RNAm. Como todos los codones constan de tres bases, y el inicio y el final de la proteína se especifican, entonces la puntuación ("los espacios") entre codones resulta innecesaria. ¿Por qué? Considera lo que sucedería si en español se utilizaran sólo palabras de tres letras; en tal caso, una oración como LOSDOSSONASÍ sería perfectamente comprensible, incluso sin colocar los espacios entre las palabras.

Puesto que el código genético tiene tres codones de terminación, quedan 61 tripletes de nucleótidos para especificar sólo 20 aminoácidos.

Tabla 10-3 El código genético (codones de RNAm)

Primera base	Segunda base: U		Segunda base: C		Segunda base: A		Segunda base: G		Tercera base
U	UUU	Fenilalanina (Phe)	UCU	Serina (Ser)	UAU	Tirosina (Tyr)	UGU	Cisteína (Cys)	U
	UUC	Fenilalanina	UCC	Serina	UAC	Tirosina	UGC	Cisteína	C
	UUA	Leucina (Leu)	UCA	Serina	UAA	Alto	UGA	Alto	A
	UUG	Leucina	UCG	Serina	UAG	Alto	UGG	Triptófano (Trp)	G
C	CUU	Leucina	CCU	Prolina (Pro)	CAU	Histidina (His)	CGU	Arginina (Arg)	U
	CUC	Leucina	CCC	Prolina	CAC	Histidina	CGC	Arginina	C
	CUA	Leucina	CCA	Prolina	CAA	Glutamina (Glu)	CGA	Arginina	A
	CUG	Leucina	CCG	Prolina	CAG	Glutamina	CGG	Arginina	G
A	AUU	Isoleucina (Ile)	ACU	Treonina (Thr)	AAU	Asparagina (Asn)	AGU	Serina (Ser)	U
	AUC	Isoleucina	ACC	Treonina	AAC	Asparagina	AGC	Serina	C
	AUA	Isoleucina	ACA	Treonina	AAA	Lisina (Lys)	AGA	Arginina (Arg)	A
	AUG	Metionina (Met) Inicio	ACG	Treonina	AAG	Lisina	AGG	Arginina	G
G	GUU	Valina (Val)	GCU	Alanina (Ala)	GAU	Ácido aspártico (Asp)	GGU	Glicina (Gly)	U
	GUC	Valina	GCC	Alanina	GAC	Ácido aspártico	GGC	Glicina	C
	GUA	Valina	GCA	Alanina	GAA	Ácido glutámico (Glu)	GGA	Glicina	A
	GUG	Valina	GCG	Alanina	GAG	Ácido glutámico	GGG	Glicina	G

Por consiguiente, la mayoría de los aminoácidos se especifican mediante varios codones. Por ejemplo, hay seis codones diferentes que representan la leucina (véase la tabla 10-3), de manera que si UUA o CUG están presentes en la secuencia del RNAm, los ribosomas insertarán leucina en la cadena de aminoácidos en crecimiento. Sin embargo, cada codón especifica sólo un aminoácido.

10.2 ¿CÓMO SE TRANSCRIBE LA INFORMACIÓN DE UN GEN AL RNA?

Podemos ver a la transcripción como un proceso que consta de tres etapas: **1.** *iniciación*, **2.** *alargamiento* y **3.** *terminación*. Estas tres etapas corresponden a las tres partes principales de la mayoría de los genes, tanto de los eucariotas como de los procariotas: **1.** una región del *promotor* al inicio del gen, donde comienza la transcripción; **2.** el "cuerpo" del gen donde se produce el alargamiento de la cadena de RNA, y **3.** una señal de terminación al final del gen, donde cesa, o termina, la síntesis de RNA.

La transcripción se inicia cuando la RNA polimerasa se une al promotor de un gen

La enzima **RNA polimerasa** sintetiza el RNA. Para comenzar la transcripción, la RNA polimerasa debe localizar en primer término la parte inicial de un gen. Cerca del inicio de cada gen hay un segmento de DNA sin transcribir llamado **promotor**. En las células eucarióticas, un promotor consta de dos regiones principales: **1.** una secuencia corta de bases, a menudo TATAAA, que se une a la RNA polimerasa, y **2.** una o más secuencias, a menudo llamadas sitios de unión del factor de transcripción o elementos de respuesta. Cuando proteínas celulares específicas, llamadas adecuadamente factores de transcripción, se unen a uno de estos elementos de respuesta, favorecen o impiden el enlace de la RNA polimerasa con el promotor y, en consecuencia, favorecen o impiden la transcripción del gen. Hablaremos de nuevo de este importante tema de la regulación de los genes en el último apartado de este capítulo.

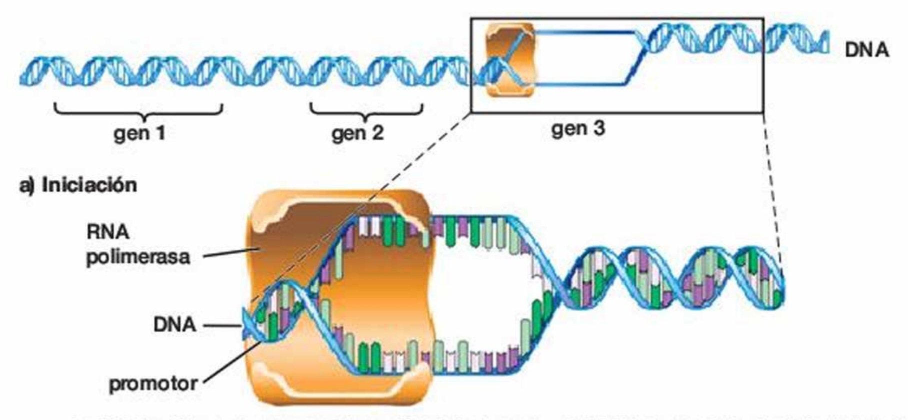
Cuando la RNA polimerasa se une a la región del promotor de un gen, la doble hélice de DNA al principio del gen se desenrolla y comienza la transcripción (FIGURA 10-4a).

El alargamiento prosigue hasta que la RNA polimerasa llega a una señal de terminación

La RNA polimerasa avanza entonces a lo largo de una de las cadenas de DNA, llamada **cadena molde**, sintetizando una cadena individual de RNA con bases complementarias a las del DNA (FIGURA 10-4b). Al igual que la DNA polimerasa (véase el capítulo 9), la RNA polimerasa siempre viaja a lo largo de la cadena molde de DNA comenzando en el extremo 3' de un gen y dirigiéndose hacia el extremo 5'. El apareamiento de bases entre RNA y DNA es igual que entre dos cadenas de DNA, salvo que en los pares de RNA el uracilo se aparea con la adenina (véase la tabla 10-1).

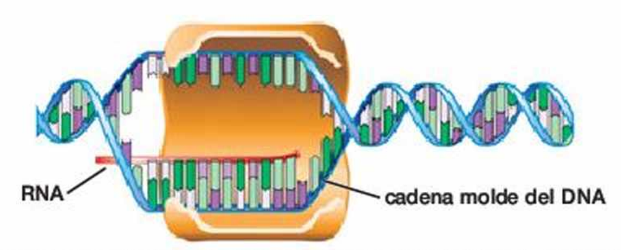
Cuando se han agregado aproximadamente 10 nucleótidos a la cadena de RNA en crecimiento, los primeros nucleótidos de la molécula de RNA se separan de la cadena molde de DNA. Esta separación permite que las dos cadenas de DNA se enrollen de nuevo en una doble hélice (FIGURA 10-4b, c). De esta manera, conforme la transcripción continúa alargando la molécula de RNA, un extremo del RNA se desvía del DNA, mientras que la RNA polimerasa mantiene el otro extremo unido temporalmente a la cadena molde de DNA (FIGURAS 10-4c y 10-5).

La RNA polimerasa continúa avanzando a lo largo de la cadena molde del gen hasta que alcanza una secuencia de bases de DNA, conocida como *señal de terminación*. En este punto, la RNA polimerasa libera la molécula de RNA terminada y se desprende del DNA (FIGURA 10-4c, d). La RNA polimerasa queda libre entonces para unirse a otro promotor y sintetizar otra molécula de RNA.



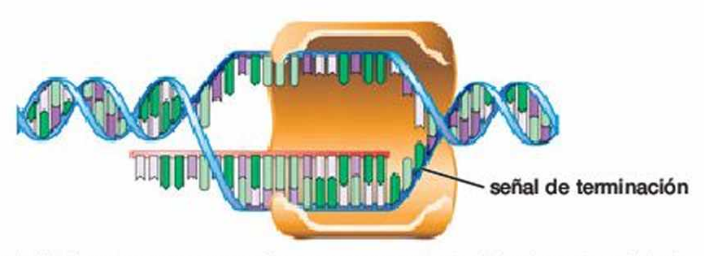
La RNA polimerasa se une a la región del promotor del DNA cerca del principio de un gen, separando la doble hélice de DNA próxima al promotor.

b) Alargamiento



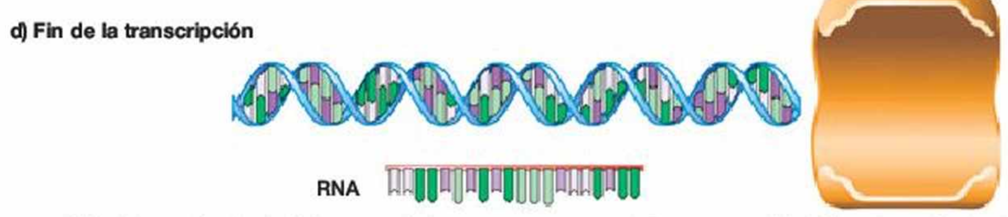
La RNA polimerasa viaja a lo largo de la cadena molde del DNA (azul), catalizando la incorporación de los nucleótidos de ribosa a la molécula de RNA (rosa). Los nucleótidos en el RNA son complementarios a la cadena molde del DNA.

c) Terminación



Al final de un gen la RNA polimerasa encuentra una secuencia de DNA llamada señal de terminación. La RNA polimerasa se desprende del DNA y libera la molécula de RNA.

d) Fin de la transcripción



Al final, la molécula de DNA se enrolla de nuevo y por completo en una doble hélice. La molécula de RNA está libre para desplazarse del núcleo al citoplasma para la traducción, y la RNA polimerasa puede desplazarse a otro gen y comenzar de nuevo la transcripción.

FIGURA 10-4 Transcripción es la síntesis de RNA a partir de las instrucciones en el DNA
Un gen es un segmento de la molécula de DNA de un cromosoma. Una de las cadenas de la molécula de DNA servirá como el molde para la síntesis de una molécula de RNA con bases complementarias a las de la cadena molde de la molécula de DNA. **PREGUNTA Si la otra cadena de DNA de esta molécula fuera la cadena molde, ¿en qué dirección viajaría la RNA polimerasa?**

10.3 ¿CÓMO SE TRADUCE LA SECUENCIA DE BASES DE UNA MOLÉCULA DE RNA MENSAJERO A PROTEÍNAS?

Como sus nombres lo sugieren, cada tipo de RNA tiene una función específica en la síntesis de proteínas.

El RNA mensajero transporta el código para la síntesis de proteínas del DNA a los ribosomas

Todo el RNA se produce por transcripción del DNA, pero sólo el RNAm contiene el código de la secuencia de aminoácidos de una proteína. Las células eucarióticas y procarióticas difieren considerablemente en la forma como producen una

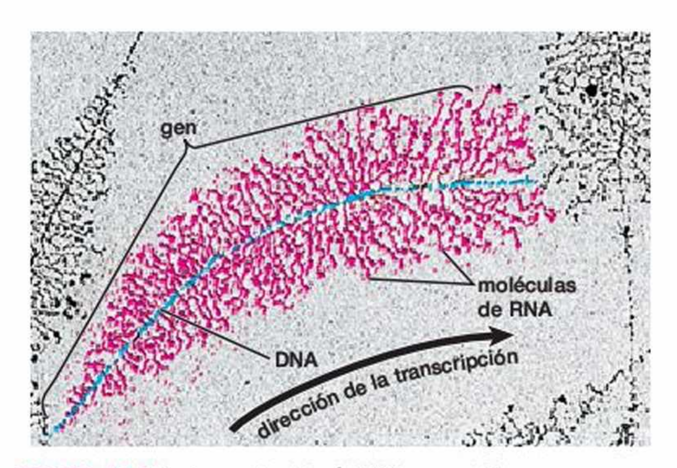


FIGURA 10-5 La transcripción de RNA en acción
Esta micrografía electrónica a color muestra el avance de la transcripción de RNA en el óvulo de un sapo africano con garras. En cada estructura en forma de árbol, el "tronco" central es el DNA (azul) y las "ramas" son moléculas de RNA (rojo). Una serie de moléculas de RNA polimerasa (demasiado pequeñas como para distinguirse en esta micrografía) recorren el DNA, sintetizando RNA a su paso. El principio del gen está a la izquierda. Las moléculas cortas de RNA a la izquierda apenas han iniciado su síntesis; las moléculas largas de RNA a la derecha están casi terminadas.

molécula funcional de RNAm a partir de las instrucciones en su DNA.

La síntesis del RNA mensajero en los procariotas

Los genes procarióticos, por lo general, son compactos: todos los nucleótidos de un gen codifican los aminoácidos de una proteína. Más aún, casi todos los genes (si no es que todos) para una ruta metabólica completa se colocan extremo a extremo en el cromosoma (FIGURA 10-6a). Por consiguiente, las células procarióticas comúnmente transcriben un solo RNAm muy largo a partir de una serie de genes adyacentes. Puesto que las células procarióticas no tienen una membrana nuclear que separe su DNA del citoplasma (véase el capítulo 5), la trascripción y la traducción, por lo general, no son procesos separados, ni en espacio ni en tiempo. En la mayoría de los casos, conforme una molécula de RNAm comienza a separarse de la molécula de DNA durante la transcripción, los ribosomas inmediatamente comienzan a traducir el RNAm en proteína (FIGURA 10-6b).

La síntesis del RNA mensajero en los eucariotas

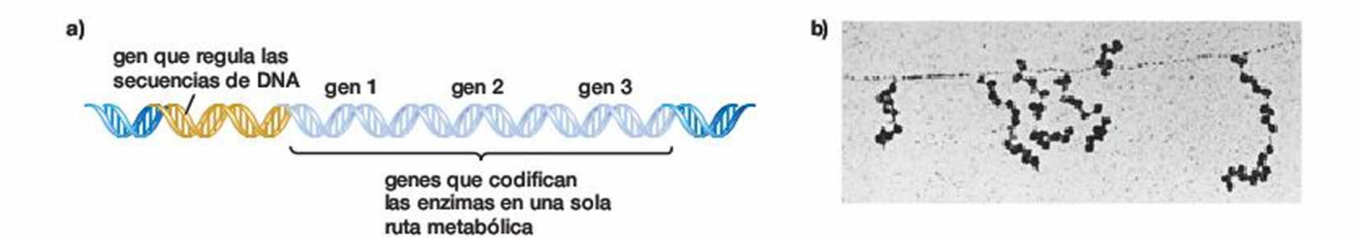
En contraste, el DNA de las células eucarióticas está confinado en el núcleo, mientras que los ribosomas residen en el citoplasma. Más aún, la organización del DNA en los eucariotas difiere considerablemente del DNA de los procariotas. En los eucariotas, los genes que codifican las proteínas necesarias para una ruta metabólica no están agrupados como lo están en los procariotas, pero podrían estar dispersos entre varios cromosomas. Además, cada gen eucariótico, por lo general, se compone de dos o más segmentos de DNA con secuencias de nucleótidos que codifican una proteína, interrumpidos por otras secuencias de nucleótidos que no se traducen en proteína. Los segmentos que codifican se llaman **exones**, porque están **ex**presados en proteínas, y los segmentos no codificadores se llaman **intrones**, porque son "**in**tragénicos", término que significa "dentro de un gen" (FIGURA 10-7a). La mayoría de los genes eucarióticos tienen intrones; de hecho, el gen que codifica un tipo de proteína del tejido conectivo en los pollos ¡tiene unos 50 intrones!

La transcripción de un gen eucariótico produce una cadena muy larga de pre-RNAm, que comienza antes del primer exón y termina después del último (FIGURA 10-7b). Más nucleótidos se agregan al principio y al final de la molécula de pre-RNAm, formando un "capuchón" y una "cola". Estos nucleótidos ayudarán a desplazar el RNAm a través de la envoltura nuclear hacia el citoplasma, para unir el RNAm con un ribosoma, y evitar que las enzimas celulares rompan la molécula de RNAm antes de que se traduzca. Por último, para convertir esta molécula de pre-RNAm en un RNAm maduro, las enzimas en el núcleo cortan de forma precisa la molécula de pre-RNA en las uniones entre intrones y exones, empalman los exones que codifican proteínas y desechan los intrones (a este proceso se le conoce como *splicing*, o bien, como ayuste).

¿Por qué los genes eucarióticos están divididos en intrones y exones? La fragmentación de los genes parece desempeñar, al menos, dos funciones. La primera es permitir que la célula produzca diversas proteínas a partir de un solo gen, empalmando los exones de diferentes formas. Las ratas, por ejemplo, tienen un gen que se transcribe en la tiroides y también en el cerebro. En la tiroides, una forma de empalme da por resultado la síntesis de una hormona llamada calcitonina, que ayuda a regular las concentraciones de calcio en la sangre. En el cerebro, una forma distinta de empalme da por resultado la síntesis de una proteína corta, que sirve como mensajero químico en la comunicación entre células cerebrales. Una forma alternativa de empalme se presenta en el RNA que se transcribe en más de la mitad de los genes humanos. Por consiguiente, en los eucariotas, la regla "un gen, una proteína" debería parafrasearse como "un gen, una *o más* proteínas".

La segunda función de los genes interrumpidos es de carácter más especulativo, pero está respaldada por ciertas pruebas experimentales sólidas: los genes fragmentados ofrecen un medio rápido y eficiente para que los eucariotas desarrollen evolutivamente nuevas proteínas con nuevas funciones. En ocasiones los cromosomas se fragmentan, y sus partes pueden integrarse de nuevo a diferentes cromosomas. Si las rupturas se producen dentro de los intrones no codificadores de los genes, los exones pueden pasar intactos de un cromosoma a otro. La mayoría de estos errores serían nocivos, pero algunos de estos exones mezclados podrían codificar una subunidad proteica con una función específica (ligadura de ATP, por ejemplo). En algunos casos poco comunes, la adición de esta subunidad a un gen ya existente puede hacer que este último codifique una nueva proteína con funciones útiles. El intercambio accidental de exones entre genes produce nuevos genes eucarióticos que, en ocasiones, mejoran las posibilidades de supervivencia, evolución y reproducción del organismo que los contiene.

Las moléculas de RNAm maduro abandonan luego el núcleo y entran en el citoplasma a través de los poros en la envoltura nuclear. En el citoplasma el RNAm maduro se une a los ribosomas, que sintetizan una proteína especificada por la secuencia de bases del RNAm. El gen, por sí solo, permanece a salvo almacenado en el núcleo, como un documento valioso de una biblioteca, mientras que el RNAm, como si fuera una "fotocopia molecular", lleva la información al citoplasma para que se utilice en la síntesis de proteínas.



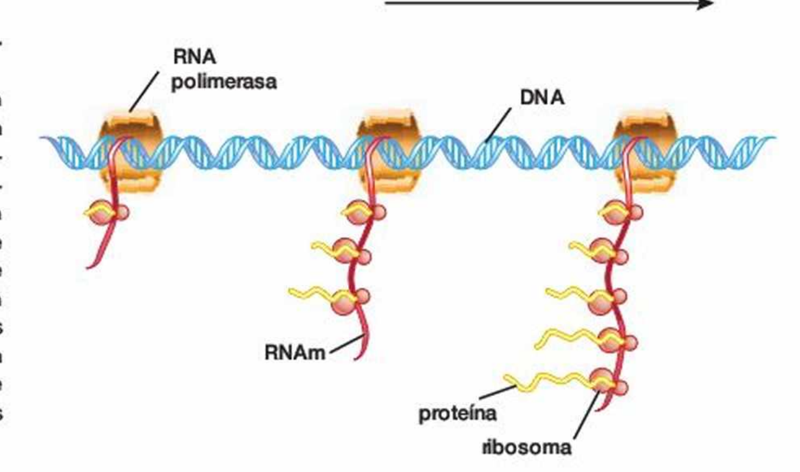


FIGURA 10-6 Síntesis del RNA mensajero en las células procarióticas
a) En los procariotas, muchos genes para una ruta metabólica completa (si no es que todos) se colocan uno al lado del otro en el cromosoma. *b)* La transcripción y la traducción son simultáneas en los procariotas. En esta micrografía electrónica a color, la RNA polimerasa (no visible con este aumento) se desplaza de izquierda a derecha en una cadena de DNA (azul). Conforme se sintetiza una molécula de RNA mensajero (rojo), los ribosomas (polígonos oscuros) se unen al RNAm y de inmediato comienzan a sintetizar una proteína (no visible). El diagrama que aparece debajo de la micrografía muestra todas las moléculas clave que participan.

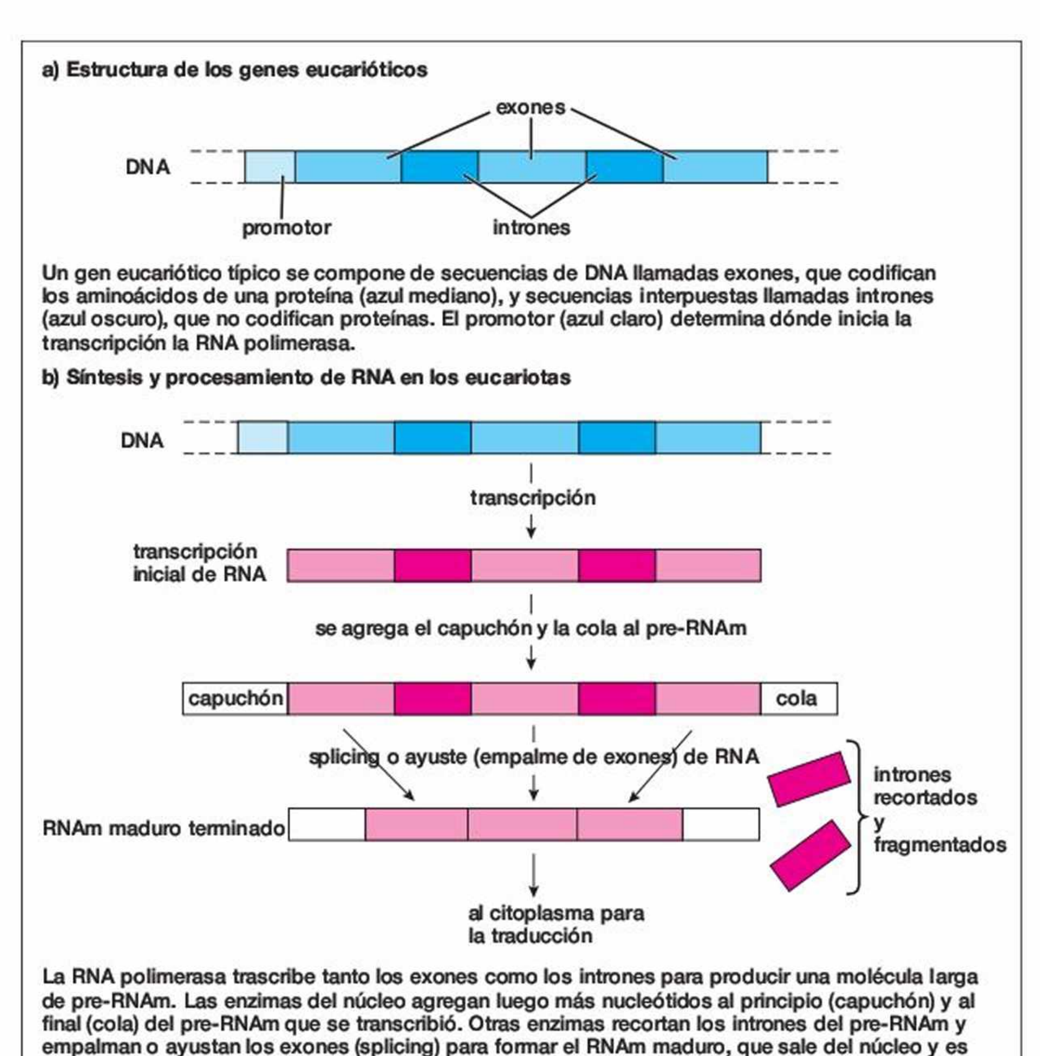


FIGURA 10-7 Síntesis de RNA mensajero en las células eucarióticas

Los ribosomas consisten en dos subunidades, cada una compuesta de RNA ribosómico y proteínas

Los ribosomas son el sitio donde se efectúa la traducción; son estructuras compuestas que contienen RNAr y muchas proteínas diferentes. Cada ribosoma se compone de dos subunidades: una grande y una pequeña. La subunidad pequeña tiene un sitio de unión para la molécula de RNAm, una molécula RNAt de "inicio" (lleva metionina) y varias proteínas más que, en conjunto, constituyen el "complejo de iniciación". La subunidad ribosomal mayor tiene dos sitios de unión (el P y el A) para dos moléculas de RNAt y un sitio catalítico para unir los aminoácidos adheridos a las moléculas de RNAt. A menos que estén sintetizando proteínas activamente, las dos subunidades permanecen separadas (véase la figura 10-2b). Durante la síntesis de proteínas, las subunidades pequeña y grande se unen de forma que la molécula de RNAm queda en medio, como en un emparedado.

Las moléculas de RNA de transferencia descifran la secuencia de bases del RNAm para obtener la secuencia de aminoácidos de una proteína

La entrega de los aminoácidos adecuados al ribosoma para su incorporación en la cadena de proteína en crecimiento depende de la actividad del RNAt. Cada célula sintetiza muchos tipos diferentes de RNAt, al menos uno (y en ocasiones varios) por cada aminoácido. Veinte enzimas del citoplasma, una por cada aminoácido, reconocen a las moléculas de RNAt y utilizan la energía del ATP para acoplar el aminoácido correcto a un extremo (véase la figura 10-2c).

La capacidad del RNAt para entregar el aminoácido correcto depende de un apareamiento de bases específico entre el RNAt y el RNAm. Cada RNAt tiene tres bases expuestas, conocidas como el **anticodón**, que forman pares de bases con el codón del RNAm. Por ejemplo, el codón de RNAm AUG forma pares de bases con el anticodón UAC de un RNAt, a cuyo extremo está unida una molécula del aminoácido metionina. El ribosoma podrá entonces incorporar metionina a una cadena proteica en crecimiento.

Durante la traducción, el RNAm, el RNAt y los ribosomas cooperan para sintetizar proteínas

Ahora que hemos presentado las principales moléculas que intervienen en la traducción, examinemos los eventos tal como se realizan. La síntesis de proteína difiere ligeramente entre eucariotas y procariotas. Describiremos sólo la traducción en las células eucarióticas (**FIGURA 10-8**), pero las diferencias entre eucariotas y procariotas resulta esencial para la acción de muchos antibióticos empleados comúnmente para combatir infecciones bacterianas (véase "Enlaces con la vida: Genética, evolución y medicina").

Al igual que la transcripción, la traducción consta de tres etapas: **1.** *iniciación*, **2.** *alargamiento* de la cadena proteica y **3.** *terminación*.

Iniciación: la síntesis de la proteína se inicia cuando el RNAt y el RNAm se unen a un ribosoma

El primer codón AUG de una secuencia de la molécula de RNAm eucariótico especifica el punto de inicio de la traducción. Como el codón AUG codifica la metionina, todas las proteínas recién sintetizadas comienzan con este aminoácido. Un "complejo de iniciación", que contiene una unidad ribosómica pequeña, una molécula de RNAm y un RNAt de "inicio" que lleva metionina y varias proteínas más (figura 10-8a). El codón AUG en el RNAm forma pares de bases con el anticodón UAC del RNAt que porta la metionina (figura 10-8b). La unidad ribosómica grande se adhiere luego a la subunidad pequeña, de tal forma que el RNAm queda en medio entre las dos subunidades y dejando al RNAt que lleva metionina en su primer sitio (P) de unión de RNAt (figura 10-8c). El ribosoma está ahora totalmente ensamblado y listo para comenzar la traducción.

Alargamiento y terminación: la síntesis de la proteína prosigue formando un aminoácido a la vez hasta que aparece un codón de terminación o de "alto"

El ribosoma ensamblado abarca alrededor de 30 nucleótidos del RNAm y mantiene dos codones de RNAm alineados con los dos sitios de unión (el P y el A) de RNAt de la subunidad mayor. Un segundo RNAt, con un anticodón complementario al segundo codón del RNAm, se desplaza al segundo sitio (A) de unión del RNAt de la subunidad mayor (figura 10-8d). Los aminoácidos sujetos a los dos RNAt están ahora uno junto al otro. El sitio catalítico de la subunidad mayor rompe el enlace que mantiene unido el primer aminoácido (metionina) a su RNAt y forma un enlace peptídico entre este aminoácido y el que está unido al segundo RNAt (figura 10-8e). Es interesante hacer notar que el RNA ribosómico, y no una de las proteínas de la subunidad mayor, cataliza la formación del enlace peptídico. Por consiguiente, este "RNA enzimático" a menudo se conoce como "ribozima".

Después de que se forma el enlace peptídico, el primer RNAt queda "vacío" (sin aminoácido) y el segundo RNAt contiene una cadena de dos aminoácidos. El ribosoma libera luego el RNAt "vacío" y se desplaza al siguiente codón de la molécula de RNAm (figura 10-8f). El RNAt que retiene la cadena de aminoácidos en proceso de alargamiento también se desplaza, avanzando del segundo al primer sitio de unión del ribosoma (del sitio A al sitio P). Un nuevo RNAt, con un anticodón complementario al tercer codón del RNAm, se une al segundo sitio vacío (A) (figura 10-8g). Ahora, el sitio catalítico de la subunidad mayor enlaza el tercer aminoácido a la cadena de proteína en crecimiento (figura 10-8h). El RNAt "vacío" sale del ribosoma, este último se desplaza al siguiente codón en el RNAm y se repite el proceso con un codón a la vez.

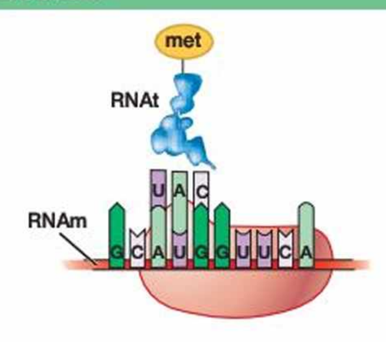
Un codón de terminación en la molécula de RNAm indica al ribosoma que debe terminar la síntesis de proteínas. Los codones de terminación no se unen al RNAt. En cambio, ciertas proteínas llamadas "factores de liberación" se unen al ribosoma cuando éste encuentra un codón de "alto" y lo obligan a liberar la cadena de proteína terminada y el RNAm (figura 10-8i). El ribosoma se descompone en subunidades grandes y pequeñas que se usan después para traducir otro RNAm.

Ninguna de las etapas en la síntesis de proteínas son "gratuitas": todas ellas requieren de considerables cantidades de energía celular, como se explica en "De cerca: La síntesis de proteínas, un asunto de alta energía".

Recapitulación: Para descifrar la secuencia de bases del DNA y obtener la secuencia de aminoácidos de una proteína son necesarias la transcripción y la traducción

Ahora estamos en condiciones de comprender cómo una célula logra descifrar la información genética almacenada en su

Iniciación:



met
RNAt
UAC
RNAm
GCAUGGUUCA

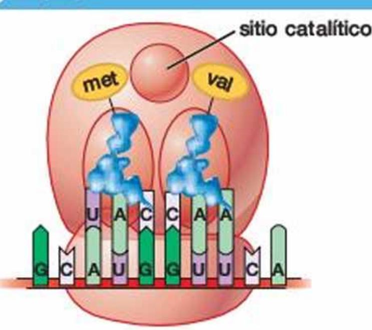
segundo sitio de unión del RNAt (sitio A aminoacílico)
sitio catalítico
met
primer sitio de unión del RNAt (sitio P peptidílico)
P
A
subunidad ribosómica grande
UAC
GCAUGGUUCA

a) Un RNAt con un aminoácido metionina unido a él se enlaza con el codón de inicio del RNAm, el cual se encuentra unido a la subunidad ribosómica pequeña y forman el complejo de iniciación.

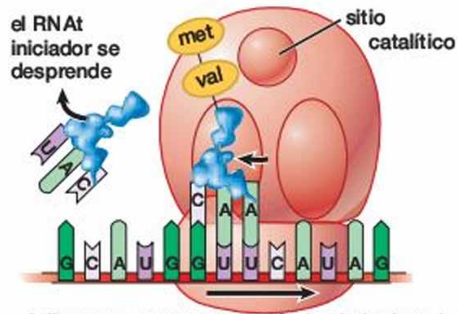
b) El complejo de iniciación está listo para iniciar la síntesis de la proteína. El anticodón del RNAt (UAC), unido a la metionina (met), forma pares de bases con el codón de inicio (AUG) del RNAm.

c) La subunidad ribosómica grande se une con la subunidad pequeña. El RNAt de metionina se une con el primer sitio del RNAt (P) de la subunidad mayor.

Alargamiento:



met
val
enlace peptídico
UAC
CAA
GCAUGGUUCA

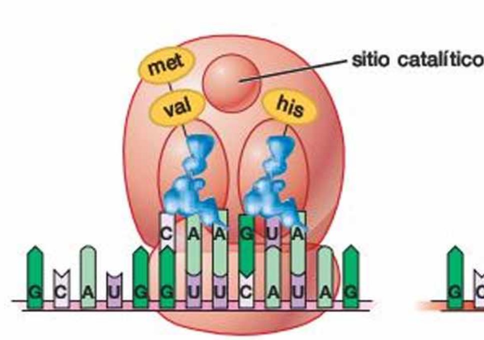


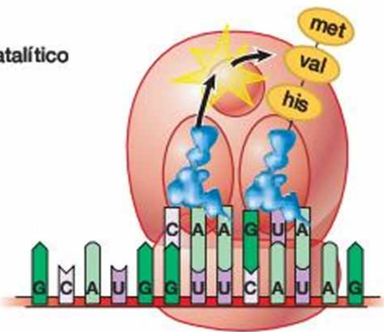
d) El segundo codón de RNAm (GUU) aparea sus bases con el anticodón (CAA) de un segundo RNAt que lleva consigo el aminoácido valina (val). Este RNAt se une con el segundo sitio RNAt (A) en la subunidad mayor.

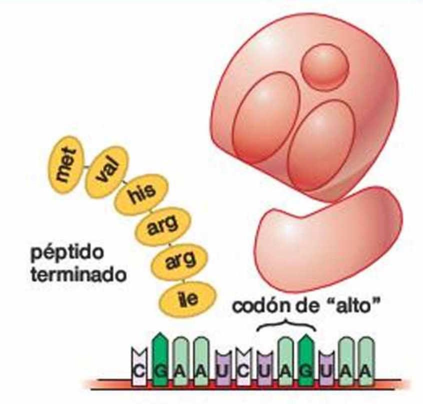
e) El sitio catalítico de la subunidad mayor cataliza la formación de un enlace peptídico que une los aminoácidos metionina y valina. Ahora los dos aminoácidos están unidos al RNAt en la segunda posición de unión (sitio A).

f) El RNAt "vacío" es liberado y el ribosoma avanza por el RNAm un codón hacia la derecha. El RNAt que está unido a los dos aminoácidos se encuentra ahora en el primer sitio de unión del RNAt (P) y el segundo sitio de unión del RNAt (A) está "vacío".

Terminación:







g) El tercer codón del RNAm (CAU) se aparea con el anticodón GUA del RNAt, que lleva consigo el aminoácido histidina (his). Este RNAt entra en el segundo sitio de unión del RNAt (A) en la subunidad mayor.

h) El sitio catalítico forma un nuevo enlace peptídico entre la valina y la histidina. Ahora hay una cadena de tres aminoácidos adherida al RNAt, en el segundo sitio de unión (A). El RNAt en el primer sitio (P) se libera y el ribosoma avanza un codón en el RNAm.

i) Este proceso se repite hasta que aparece un codón de terminación; el RNAm y el péptido terminado son liberados del ribosoma y las subunidades se separan.

FIGURA 10-8 La traducción es el proceso de síntesis de proteínas
En la síntesis de proteínas, o traducción, se descifra la secuencia de bases de una molécula de RNAm para obtener la secuencia de aminoácidos de una molécula de proteína. **PREGUNTA Examina la figura *i*). Si ciertas mutaciones cambiaran todas las moléculas de guanina visibles en la secuencia de RNAm mostrada aquí a uracilo, ¿cómo diferiría el péptido traducido del que se representa en esta imagen?**

ENLACES CON LA VIDA Genética, evolución y medicina

Todas las formas de vida en la Tierra están relacionadas mediante la evolución, algunas veces de manera estrecha (como en el caso de los perros y los zorros) y en ocasiones de forma distante (como las bacterias y los seres humanos). Como sabes, las mutaciones ocurren constantemente, por lo general de manera muy lenta. Organismos lejanamente relacionados compartieron un ancestro común hace millones de años. Incontables mutaciones han ocurrido desde entonces, de manera que los genes de estos organismos ahora difieren por muchos nucleótidos. La medicina toma ventaja de estas diferencias para desarrollar antibióticos con el fin de combatir las infecciones bacterianas.

La estreptomicina y la neomicina, que se prescriben comúnmente como antibióticos, exterminan ciertas bacterias al unirse a una secuencia específica de RNA en las subunidades pequeñas de los ribosomas bacterianos, inhibiendo así la síntesis de proteínas. Sin una adecuada síntesis de proteínas, las bacterias mueren. Sin embargo, los pacientes infectados por estas bacterias no mueren, porque las pequeñas subunidades de los ribosomas eucarióticos de los seres humanos tienen una secuencia de nucleótidos que difiere de la que presentan los ribosomas procarióticos de las bacterias.

Tal vez hayas escuchado hablar de la *resistencia a los antibióticos*, en la que las bacterias que se exponen con frecuencia a los antibióticos desarrollan defensas contra éstos. Las bacterias desarrollan rápidamente resistencia contra la neomicina y otros antibióticos relacionados. ¿Por qué? En realidad es algo muy sencillo. Si los ribosomas eucarióticos son insensibles a la neomicina, entonces deben funcionar perfectamente bien con una secuencia de RNA diferente de la que presentan los ribosomas procarióticos. Las bacterias que son resistentes a la neomicina y a otros antibióticos relacionados sufren una mutación que modifica un solo nucleótido en su RNA ribosómico para convertirlo de adenina en guanina, que es precisamente el nucleótido encontrado en una posición comparable en el RNA ribosómico eucariótico.

La genética, las mutaciones, los mecanismos de síntesis de proteínas y la evolución son importantes no sólo para los biólogos, sino también para los médicos. De hecho, existe una disciplina llamada medicina evolutiva, que utiliza las relaciones evolutivas entre los seres humanos y los microbios para ayudar a luchar contra las enfermedades.

DNA para sintetizar una proteína. En cada etapa hay un apareamiento de bases complementarias y se requiere la acción de diversas proteínas y enzimas. La **FIGURA 10-9** ilustra estas etapas:

a) Salvo algunas excepciones como los genes que codifican para una molécula de RNAt o RNAr, cada gen contiene el código de la secuencia de aminoácidos de una proteína.

b) La transcripción de un gen que codifica para una proteína produce una molécula de RNAm, que es complementaria respecto a una de las cadenas de DNA del gen. A partir del primer codón de inicio AUG, cada codón del RNAm es una secuencia de tres bases que especifica un aminoácido o representa una señal de "alto".

c) Las enzimas del citoplasma enlazan el aminoácido correcto a cada RNAt, con base en el anticodón del RNAt.

d) Durante la traducción, los RNAt trasladan al ribosoma los aminoácidos que llevan consigo. El aminoácido correcto se elige de acuerdo con los pares de bases complementarias que se forman entre las bases del codón de RNAm y las del anticodón de RNAt. A continuación, el ribosoma enlaza los aminoácidos unos con otros en una secuencia para formar una proteína.

Esta "cadena decodificadora", que pasa de las bases del DNA a los codones del RNAm, luego a los anticodones del RNAt y finalmente a los aminoácidos, da por resultado la síntesis de una proteína con una secuencia específica de aminoácidos. La secuencia de aminoácidos está determinada, en última instancia, por la secuencia de bases que tiene un gen.

10.4 ¿CÓMO INFLUYEN LAS MUTACIONES DEL DNA EN LA FUNCIÓN DE LOS GENES?

Como vimos en el capítulo 9, los errores durante la duplicación del DNA, los rayos ultravioleta de la luz solar, las sustancias químicas en el humo del cigarrillo y una multitud de otros factores ambientales pueden modificar la secuencia de bases en el DNA. Estos cambios se llaman **mutaciones**. ¿Cuáles son las consecuencias de una mutación en la estructura y función

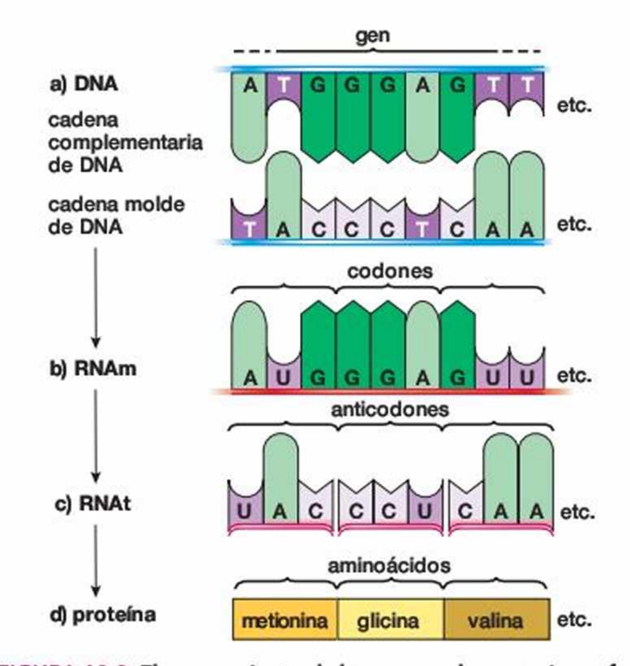


FIGURA 10-9 El apareamiento de bases complementarias es fundamental en el desciframiento de la información genética
a) El DNA contiene dos cadenas: la RNA polimerasa utiliza la cadena molde para sintetizar una molécula de RNA. **b)** Las bases de la cadena molde de DNA se transcriben a un RNAm complementario. Los codones son secuencias de tres bases que especifican un aminoácido o una señal de "alto" durante la síntesis de proteínas. **c)** A menos que sea un codón de "alto", cada codón del RNAm forma pares de bases con el anticodón de una molécula de RNAt que lleva consigo un aminoácido específico. **d)** Los aminoácidos surgidos del RNAt se unen para formar la proteína.

Tabla 10-4 Efectos de las mutaciones en el gen de la hemoglobina

	DNA (cadena molde)	RNAm	Aminoácido	Propiedades del aminoácido	Efecto en la función de la proteína	Enfermedad
Codón original 6	CTC	GAG	Ácido glutámico	Hidrofílico	Función normal de la proteína	Ninguna
Mutación 1	CT**T**	GA**A**	Ácido glutámico	Hidrofílico	Neutro, función normal de la proteína	Ninguna
Mutación 2	**G**TC	**C**AG	Glutamina	Hidrofílico	Neutro, función normal de la proteína	Ninguna
Mutación 3	C**A**C	G**U**G	Valina	Hidrofóbico	Pierde solubilidad en agua, compromete la función de la proteína	Anemia de células falciformesa
Codón original 17	TTC	AAG	Lisina	Hidrofílico	Función normal de la proteína	Ninguna
Mutación 4	**A**TC	**U**AG	Codón de terminación	Termina la traducción después del aminoácido 16	Sintetiza sólo parte de la proteína, elimina la función de ésta	Beta-talasemia

de un organismo? Esto depende de cómo afecta la mutación el funcionamiento de la proteína que codifica el gen mutante.

Las mutaciones tienen diversos efectos en la estructura y función de las proteínas

La mayoría de las mutaciones se clasifican ya sea como sustituciones, deleciones, inserciones, inversiones o translocaciones (véase el capítulo 9).

Inversiones y translocaciones

Las inversiones y translocaciones ocurren cuando fragmentos del DNA (en ocasiones casi todos o incluso todos las de un cromosoma) se separan y se reacomodan en un mismo cromosoma, o bien, en un cromosoma diferente. Estas mutaciones son relativamente benignas si genes enteros, incluidos sus promotores, sólo se mueven de un lugar a otro. Sin embargo, si un gen se divide en dos, ya no podrá codificar una proteína completa y funcional. Por ejemplo, casi la mitad de los casos de hemofilia severa son provocados por una inversión en el gen que codifica una proteína que se requiere para la coagulación de la sangre.

Deleciones e inserciones

Los efectos de las **deleciones** y las **inserciones** por lo general dependen de cuántos nucleótidos se eliminan o se agregan. ¿Por qué? Piensa en el código genético: tres nucleótidos codifican un solo aminoácido. Por consiguiente, agregar o eliminar tres nucleótidos agregará o eliminará un solo aminoácido a la proteína codificada. En la mayoría de los casos, esto no altera la función de la proteína de forma considerable. En contraste, las deleciones e inserciones de uno o dos nucleótidos, o cualquier deleción o inserción que no es de un múltiplo de tres nucleótidos, puede tener efectos particularmente catastróficos, porque todos los codones que siguen después de la deleción o inserción se verán alterados. Recuerda nuestra oración con palabras de tres letras: LOSDOSSONASÍ. Eliminar o insertar una letra (por ejemplo, si se elimina la primera S) significa que todas las palabras de tres letras que siguen carecerán de sentido: LOD OSS ONA SÍ. De manera similar, la mayoría de los aminoácidos —y posiblemente todos— de una proteína sintetizada a partir de una molécula de RNAm que contiene tal *mutación del marco de lectura* tendrán errores. En ocasiones, uno de los nuevos codones que siguen a una inserción o deleción será un codón de terminación, que hará más corta la proteína. Tales proteínas casi siempre serán disfuncionales. ¿Recuerdas el toro Belgian Blue del capítulo 9? El gen defectuoso de la miostatina de un ejemplar Belgian Blue tiene una deleción de 11 nucleótidos, lo que genera un codón de terminación "prematuro" que pone fin a la traducción antes de que la proteína miostatina esté completa.

Sustituciones

Las **sustituciones de nucleótidos** (también conocidas como **mutaciones puntuales**) dentro de un gen codificador de una proteína pueden tener al menos cuatro diferentes resultados (tabla 10-4). Como ejemplo concreto, consideremos las mutaciones que se producen en el gen codificador de la beta-globina, una de las subunidades de la hemoglobina, la proteína portadora de oxígeno que está presente en los eritrocitos o glóbulos rojos. El otro tipo de subunidad en la hemoglobina es la alpha-globina. Una molécula normal de hemoglobina consta de dos subunidades alpha y dos beta. En todos los ejemplos, salvo el último, consideraremos los resultados de las mutaciones que ocurren en el sexto codón (CTC en el DNA, GAG en el RNAm), que especifica ácido glutámico, un aminoácido cargado, hidrofílico y soluble en agua.

- *Es posible que la proteína no cambie.* Recuerda que casi todos los aminoácidos están codificados por varios codones. Si una mutación modifica la secuencia de bases del DNA de la beta-globina de CTC a CTT, esta nueva secuencia codifica el ácido glutámico. Por consiguiente, la proteína sintetizada a partir del gen mutante permanece igual, a pesar de que la secuencia del DNA sea diferente.
- *La nueva proteína puede ser equivalente desde el punto de vista funcional a la original.* Muchas proteínas tienen regiones cuya secuencia exacta de aminoácidos es relativamente poco importante. Por ejemplo, en la beta-globina los aminoácidos de la parte externa de la proteína deben ser hidrofílicos para que ésta permanezca disuelta en el citoplasma de los glóbulos rojos. No es muy importante *cuáles* aminoácidos hidrofílicos están en la parte externa. Por ejemplo, en la población japonesa de Machida se encontró una familia que tiene una mutación de CTC a GTC, que sustituye el ácido glutámico (hidrofílico) por glutamina (también hidrofílica). La hemoglobina que contiene esta proteína beta-globina mutante recibe el nombre de *hemoglobina Machida* y, al parecer, funciona bien. Las mutaciones como la de la hemoglobina Machida y la del ejemplo anterior se conocen como **mutaciones neutras** porque no

DE CERCA La síntesis de proteínas, un asunto de alta energía

Una antigua expresión dice que las cosas buenas de la vida son gratis. Tal vez, pero la síntesis de proteínas no lo es. Por lo menos seis etapas diferentes en la síntesis de proteínas requieren energía:

1. **Transcripción:** La RNA polimerasa utiliza *trinucleótidos* libres —trifosfato de adenosina (ATP), trifosfato de guanosina (GTP), trifosfato de citosina (CTP) y trifosfato de uracilo (UTP)— para sintetizar una cadena de RNA. Al igual que el conocido ATP, los dos últimos fosfatos de todos los trinucleótidos están unidos por enlaces de alta energía (véase el capítulo 6). Estos dos fosfatos se separan del trinucleótido, liberando energía que se utiliza para formar el enlace entre el fosfato restante y el azúcar del nucleótido anterior en la cadena de RNA en crecimiento.

2. **Energía de los RNAt:** La energía de ATP se utiliza para unir un aminoácido con su RNAt. Buena parte de esta energía permanece en el enlace entre el RNAt y el aminoácido y luego se utiliza para formar el enlace peptídico entre aminoácidos durante la traducción.

3. **Escaneo del RNAm:** En los eucariotas, el RNAm se une con la subunidad ribosómica pequeña hacia arriba del codón de inicio. La energía del ATP se emplea para "escanear" el RNAm y encontrar el codón de inicio.

4. **Energía de los complejos RNAt-aminoácido:** La energía de un trifosfato de guanosina (GTP) se utiliza cada vez que un nuevo complejo formado por el RNAt y el aminoácido se carga en un ribosoma.

5. **Translocación:** La energía de un GTP también se utiliza cada vez que el ribosoma baja un codón la molécula de RNAm.

6. **Terminación:** Se emplea un GTP para liberar del ribosoma la proteína terminada.

Así, cada aminoácido en una proteína requiere un trinucleótido para la síntesis de RNAm, un ATP para cargar el RNAt, un GTP para cargar el RNAt en un ribosoma, y un GTP para mover el RNAm un codón. La traducción de inicio y terminación utiliza más ATP y GTP. La síntesis de proteínas emplea alrededor del 90 por ciento de toda la energía que gastan algunas células, como las bacterias intestinales comunes, *Escherichia coli*.

cambian de forma perceptible la función de la proteína codificada.

- *La función de la proteína puede cambiar por una alteración de la secuencia de aminoácidos.* Una mutación de CTC a CAC sustituye el ácido glutámico (hidrofílico) por valina (hidrofóbica). Esta sustitución es el defecto genético que provoca la anemia de células falciformes (véase el capítulo 12, página 249). La valina en el exterior de las moléculas de hemoglobina hace que éstas se agrupen y distorsionen la forma de los eritrocitos. Estos cambios producen una enfermedad grave.
- *La función de la proteína puede destruirse a causa de un codón de terminación prematuro.* Una mutación particularmente catastrófica se presenta ocasionalmente en el decimoséptimo codón del gen de la beta-globina (TTC en el DNA, AGG en el RNAm). Este codón especifica el aminoácido lisina. Una mutación de TTC a ATC (UAG en el RNAm) da por resultado un codón de "alto", que detiene la traducción del RNAm de la beta-globina antes de que la proteína esté completa. Quienes heredan este gen mutante, tanto de su padre como de su madre, no sintetizan ninguna proteína beta-globina que sea funcional; fabrican hemoglobina que consiste por completo en subunidades de alpha-globina. Esta hemoglobina que sólo contiene subunidades alpha no se enlaza muy bien al oxígeno. Este trastorno, llamado beta-talasemia, puede ser mortal si no se trata con transfusiones de sangre normal durante toda la vida.

Las mutaciones suministran la materia prima de la evolución

Las mutaciones que ocurren en los gametos (espermatozoides u óvulos) pueden transmitirse a las siguientes generaciones. En los seres humanos, la frecuencia de mutación en los genes va desde una en cada 100,000 gametos hasta una en cada 1,000,000 de gametos. Como referencia, un varón emite de 300 a 400 millones de espermatozoides por eyaculación, así que, en promedio, cada emisión de esperma contiene alrededor de 600 espermatozoides con mutaciones nuevas. Aunque la mayoría de las mutaciones son neutras, silenciosas o potencialmente perjudiciales, las mutaciones son indispensables para la evolución porque estos cambios aleatorios de la secuencia del DNA son la fuente última de toda variación genética. Las nuevas secuencias de bases experimentan una selección natural cuando los organismos compiten para sobrevivir y reproducirse. Ocasionalmente, una mutación resulta benéfica en las interacciones del organismo con su ambiente. Mediante la reproducción a lo largo del tiempo, la secuencia de bases mutante podría diseminarse en la población y volverse común, en tanto que los organismos que la poseen logran vencer a sus rivales que tienen la secuencia de bases original y sin mutaciones. Este proceso se describirá con detalle en la unidad tres.

10.5 ¿CÓMO SE REGULAN LOS GENES?

El genoma humano completo contiene unos 21,000 genes. Cada uno de estos genes está presente en la mayoría de las células de nuestro cuerpo, pero cualquier célula individual *expresa* (transcribe y, si el producto final del gen es una proteína, traduce) sólo una pequeña fracción de ellos. Algunos genes se expresan en todas las células, porque codifican proteínas o moléculas de RNA que son esenciales para la vida de cualquier célula. Por ejemplo, todas las células necesitan sintetizar proteínas, así que todas ellas transcriben genes que codifiquen moléculas de RNAm, RNAt y RNAr y genes que codifiquen proteínas ribosómicas. Otros genes se expresan exclusivamente en ciertos tipos de células, en determinados momentos en la vida de un organismo, o en condiciones ambientales específicas. Por ejemplo, aunque cada célula de nuestro cuerpo contiene el gen de la caseína, la principal proteína presente en la leche, ese gen se expresa sólo en las mujeres maduras, sólo en ciertas células de las glándulas mamarias y sólo cuando una mujer está en condiciones de amamantar.

La regulación de la expresión de los genes puede ocurrir en un nivel de transcripción (donde los genes se utilizan para elaborar una molécula de RNAm en una célula determinada), traducción (qué tanta proteína se elabora a partir de un tipo específico de RNAm), y de actividad de proteínas (cuánto dura la proteína en una célula y qué tan rápidamente las enzimas de proteínas catalizan reacciones específicas).

La regulación de los genes en los procariotas

El DNA procariótico a menudo está organizado en paquetes coherentes llamados **operones**, en los que los genes de funciones relacionadas se colocan muy cerca entre sí (FIGURA 10-10a). Un operón consta de cuatro regiones: **1.** un **gen regulador**, que controla el tiempo o la rapidez de transcripción de otros genes; **2.** un **promotor**, que la RNA polimerasa reconoce como el lugar de inicio de la transcripción; **3.** un **operador**, que regula el acceso de la RNA polimerasa al promotor o a los **4. genes estructurales**, que en realidad codifican las enzimas relacionadas u otras proteínas. Los operones en su totalidad están regulados como unidades, de manera que proteínas relacionadas funcionalmente se sintetizan de forma simultánea cuando surge la necesidad.

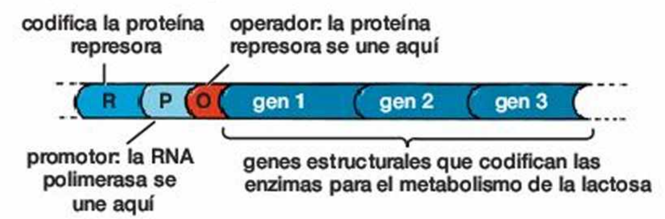
Los operones procarióticos pueden estar regulados en una variedad de formas, dependiendo de las funciones que controlan. Algunos operones sintetizan enzimas que las células necesitan todo el tiempo, como las enzimas que sintetizan muchos aminoácidos. Estos operones, por lo regular, se transcriben continuamente, excepto en circunstancias inusuales cuando la bacteria encuentra una vasta cantidad sobrante de un aminoácido particular. Otros operones sintetizan enzimas que se necesitan sólo en ocasiones, por ejemplo, para digerir una sustancia relativamente rara presente en los alimentos. Se transcriben sólo cuando la bacteria encuentra este alimento extraño.

Como ejemplo del último tipo de operón, consideremos la bacteria común presente en el intestino, la *Escherichia coli (E. coli)*. Esta bacteria debe vivir en medio de diferentes tipos de nutrimentos que ingiere su huésped y es capaz de sintetizar una variedad de enzimas para metabolizar una diversidad potencialmente vasta de alimentos. Los genes que codifican tales enzimas se transcriben sólo cuando éstas son necesarias. Las enzimas que metabolizan la lactosa, el principal azúcar en la leche, son un ejemplo. El **operón lactosa** contiene tres genes estructurales, cada uno de los cuales codifica una enzima que ayuda en el metabolismo de la lactosa (figura 10-10a).

El operón lactosa queda aislado o reprimido a menos que se active de manera específica mediante la presencia de lactosa. El gen regulador del operón lactosa dirige la síntesis de una proteína, llamada **proteína represora**, que se une con el sitio del operador. La RNA polimerasa, aunque es capaz de unirse al promotor, no puede pasar por encima de la proteína represora para transcribir los genes estructurales. En consecuencia, las enzimas que metabolizan la lactosa no se sintetizan (FIGURA 10-10b).

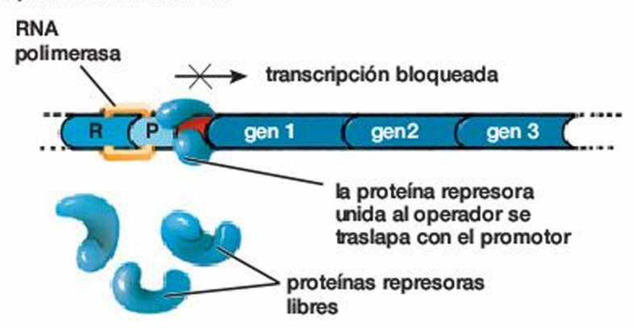
Sin embargo, cuando las bacterias *E. coli* colonizan los intestinos de un mamífero recién nacido, se encuentran bañadas en un mar de lactosa, siempre que el huésped sea amamantado por su madre. Las moléculas de lactosa entran en las bacterias y se unen a las proteínas represoras, cambiando su forma (FIGURA 10-10c). El complejo constituido por el represor y la lactosa no se adhieren al sitio del operador. Por consiguiente, cuando la RNA polimerasa se une al promotor del operón lactosa, transcribe los genes estructurales.

a) Estructura del operón lactosa



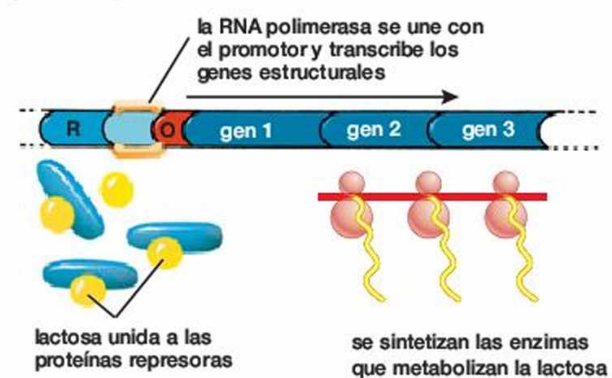
El operón lactosa consiste en un gen regulador, un promotor, un operador y tres genes estructurales que codifican las enzimas que participan en el metabolismo de la lactosa. El gen regulador codifica una proteína, llamada represora, que se une al sitio del operador en ciertas circunstancias.

b) Ausencia de lactosa



En ausencia de lactosa, las proteínas represoras se unen con el operador del operón lactosa. Cuando la RNA polimerasa se une con el promotor, la proteína represora bloquea el acceso a los genes estructurales que, por consiguiente, no pueden transcribirse.

c) Lactosa presente



En presencia de lactosa, ésta se une con la proteína represora. El complejo lactosa-represor no puede unirse con el operador, así que la RNA polimerasa tiene libre acceso al promotor. La RNA polimerasa transcribe los tres genes estructurales que codifican las enzimas que metabolizan la lactosa.

FIGURA 10-10 Regulación del operón lactosa

Las enzimas que metabolizan la lactosa se sintetizan, lo que permite que las bacterias utilicen la lactosa como fuente de energía. Después de que el mamífero es destetado, casi nunca vuelve a consumir leche. Las bacterias intestinales no vuelven a encontrar lactosa, las proteínas represoras están

libres para unirse con el operador, y los genes del metabolismo de la lactosa quedan reprimidos.

La regulación de los genes en los eucariotas

La regulación de los genes eucarióticos es similar a la regulación en los procariotas en ciertos aspectos. En unos y otros, no todos los genes se transcriben o se traducen todo el tiempo. Además, el control de la rapidez de transcripción es probablemente el principal mecanismo de la regulación genética en ambos. Sin embargo, el confinamiento del DNA en un núcleo rodeado por una membrana, la variedad de los tipos de células en los eucariotas multicelulares, una organización muy diferente del genoma y el complejo procesamiento de las transcripciones de RNA son factores que distinguen la regulación genética en los eucariotas de la regulación en los procariotas.

La expresión de la información genética en una célula eucariótica es un proceso que se efectúa en varias etapas, que se inicia con la transcripción del DNA y, por lo general, concluye en una proteína que desempeña una función determinada. La regulación de la expresión de los genes se efectúa en cualquiera de estas etapas, que se ilustran en la **FIGURA 10-11**, y son las siguientes:

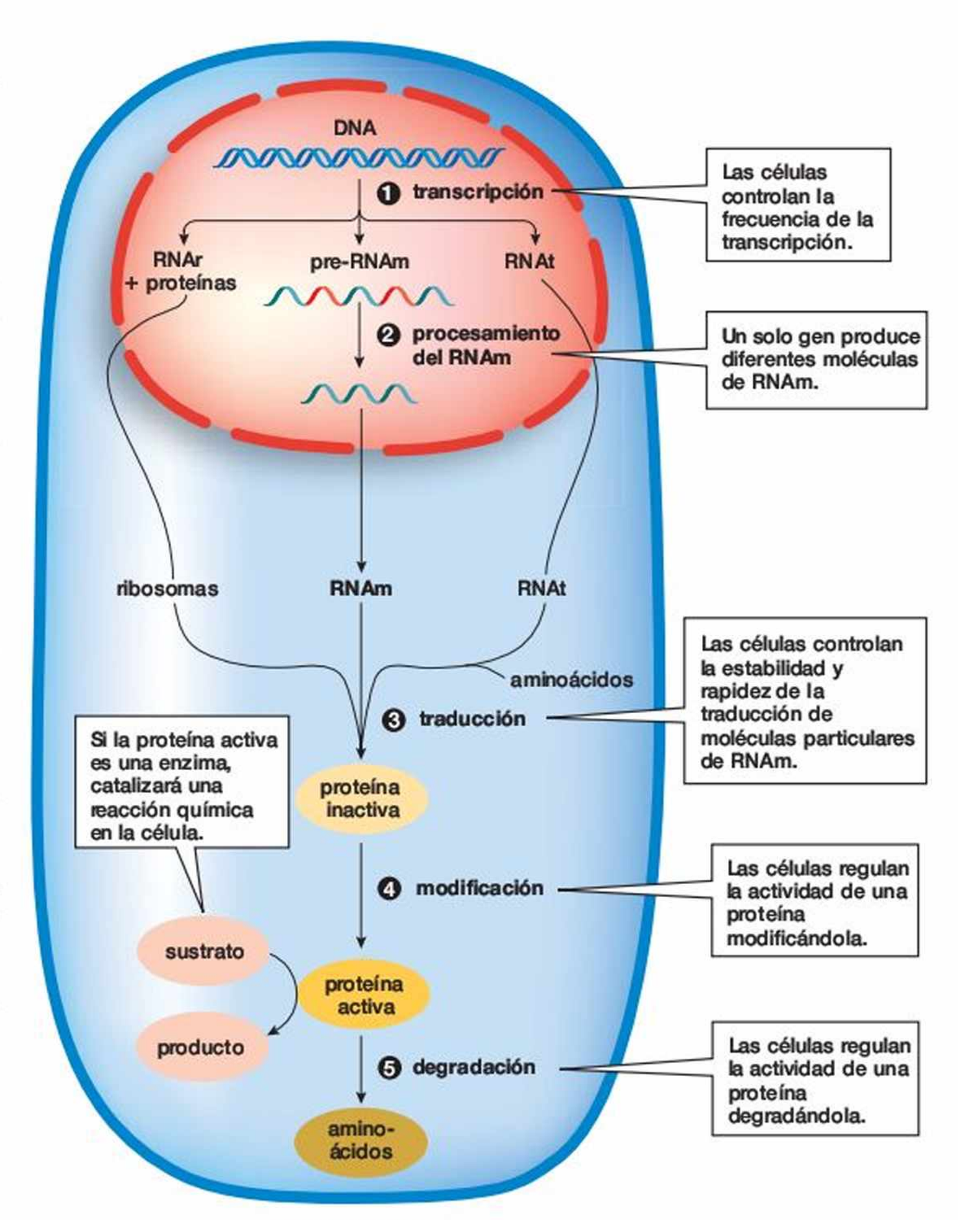


FIGURA 10-11 Perspectiva general del flujo de información en una célula eucariótica, de la transcripción de un gen a proteínas estructurales y reacciones químicas catalizadas por enzimas.

1. *Las células controlan la frecuencia con la que un gen individual se transcribe.* La rapidez con la que las células transcriben genes específicos depende de la demanda de la proteína (o RNA) que codifican. La transcripción de genes difiere entre organismos, entre tipos de células en un determinado organismo y dentro de una célula dada en diferentes etapas en la vida del organismo; también difiere si existen ciertas condiciones ambientales que estimulen el proceso (véase el apartado "Las células eucarióticas regulan la transcripción de genes individuales, regiones de cromosomas o cromosomas enteros").
2. *Un mismo gen puede utilizarse para producir diferentes moléculas de RNAm y distintas proteínas.* Como describimos antes en este capítulo, en los eucariotas, un mismo gen puede utilizarse para producir diferentes proteínas, dependiendo de cómo su transcripción de RNA se empalme para formar el RNAm maduro que se traducirá en los ribosomas. Por ejemplo, en la mosca de la fruta *Drosophila*, empalmes alternativos del pre-RNAm de un gen llamado *doublesex* produce una proteína larga en las moscas macho y una proteína corta en las hembras. La proteína larga en los machos suprime la transcripción de otros genes que se requieren para el desarrollo sexual de las hembras y favorece la transcripción de los genes que se requieren para el desarrollo sexual de los machos. La proteína corta en las moscas hembras tiene el efecto contrario, a menudo en los mismos genes.
3. *Las células controlan la estabilidad y traducción del RNA mensajero.* Algunas moléculas de RNAm son de larga duración y muchas veces se traducen en proteínas. Otras se traducen sólo unas cuantas veces antes de degradarse. Recientemente, biólogos moleculares descubrieron que "pequeñas moléculas reguladoras de RNA" pueden bloquear la traducción de algunos RNAm o incluso apuntar hacia ellos para destruirlos (véase "Investigación científica: El RNA ya no es sólo un mensajero").
4. *En ocasiones es necesario modificar las proteínas para que lleven a cabo sus funciones.* Muchas proteínas deben modificarse antes de volverse activas. Por ejemplo, las enzimas digestivas de proteínas que producen las células de la pared estomacal y el páncreas se sintetizan inicialmente en

En años recientes biólogos moleculares descubrieron una clase completamente nueva de genes en las células eucarióticas: los genes que codifican el "RNA regulador". Los biólogos creen que en el futuro se descubrirán muchos tipos diferentes de moléculas reguladoras de RNA, con muy variadas funciones. Aquí describiremos sólo una función, llamada interferencia por RNA o RNAi. La interferencia por RNA es tan importante para el funcionamiento celular que sus descubridores, Andrew Fire y Craig Mello, compartieron en Premio Nobel en Fisiología o Medicina en 2006.

Como sabes, el RNA mensajero se transcribe a partir del DNA y después se traduce en proteína. Por lo general, es la proteína la que en realidad desempeña funciones celulares, como la catalización de reacciones o la formación de parte del citoesqueleto. La cantidad de proteína sintetizada depende *tanto* de la cantidad de RNAm que se fabrica *como* de la rapidez y duración del proceso de traducción de este último. Muchos organismos, tan diversos como los nematodos, las plantas y los seres humanos, sintetizan pequeñas moléculas de RNA llamadas "micro RNA". Después de que las enzimas celulares los procesan, los micro RNA dan origen a pequeñas moléculas reguladoras de RNA, que por lo general tienen de 20 a 25 nucleótidos de largo y que son complementarias a pequeños tramos de RNAm. En algunos casos estas pequeñas moléculas reguladoras de RNA forman pares de bases con el RNAm y constituyen una pequeña sección de una cadena doble de RNA que los ribosomas no pueden traducir. En otros casos, las pequeñas cadenas de RNA se combinan con enzimas proteicas para formar lo que se llama "complejos silenciadores inducidos por RNA" o RISC (siglas de *RNA-induced silencing complexes*). Cuando una cadena de RNA de interferencia encuentra un RNAm con una secuencia complementaria de bases, el RISC corta el RNAm, lo que, desde luego, también impide la traducción.

¿Por qué una célula querría hacer esto? En el caso del nematelminto *Caenorhabditis elegans*, en el que se descubrió el RNAi, se requiere de RNA de interferencia durante el proceso de desarrollo. Se necesita una sola proteína para el desarrollo de estructuras corporales durante las etapas tempranas de la vida, pero esta proteína debe estar ausente para que el nematodo madure y se convierta en adulto. Sin embargo, el gen que codifica esta proteína se transcribe en RNAm todo el tiempo. Muy pronto en el proceso de desarrollo, el RNAm se traduce en proteína, pero más adelante, el RNA de interferencia se une al RNAm para impedir la traducción. El resultado es que los niveles de esa proteína disminuyen y el nematodo madura.

Algunos organismos utilizan el RNAi para defenderse contra las enfermedades. Muchas plantas producen RNA de interferencia que es complementario a los ácidos nucleicos (por lo general al RNA) de los virus que las atacan. Cuando el RNA de interferencia encuentra moléculas virales de RNA complementarias, el RISC corta el RNA viral, evitando así que los virus se reproduzcan.

El RNAi también constituye una gran promesa para la medicina. Por ejemplo, la degeneración macular, que es una de las principales causas de ceguera durante la vejez, es el resultado del desarrollo de vasos capilares débiles y que presentan fugas en la retina del ojo. El RNAi evita la sobreproducción de un factor de crecimiento clave que estimula el desarrollo de estos vasos capilares anormales. En 2005, por lo menos dos compañías farmacéuticas comenzaron ensayos clínicos de tratamientos a base de micro RNA sintético para combatir la degeneración macular. En unos cuantos años esta tecnología podría llegar a los pacientes.

una forma inactiva, lo que impide que se digieran las proteínas que se producen en estas células. Una vez que estas formas inactivas se secretan al tracto digestivo, se recortan ciertas partes de las enzimas para descubrir su sitio activo. Otras modificaciones, como agregar y eliminar grupos fosfato, activan o desactivan temporalmente la función de una proteína, lo que permite regular su actividad cada segundo. Una regulación similar de la estructura y función de las proteínas se realiza en las células procarióticas.

5. *Se regula el tiempo de vida de una proteína.* La mayoría de las proteínas tienen un tiempo de vida limitado dentro de la célula. Al impedir o promover la degradación de una proteína, las células ajustan rápidamente la cantidad de una proteína determinada en su interior. El tiempo de vida de una proteína también se regula en las células procarióticas.

Las células eucarióticas regulan la transcripción de genes individuales, regiones de cromosomas o cromosomas enteros

En las células eucarióticas la regulación de la transcripción se efectúa al menos en tres niveles: el gen individual, regiones de los cromosomas o cromosomas enteros.

Las proteínas reguladoras que se unen al promotor del gen alteran la transcripción de genes individuales

Las regiones promotoras de prácticamente todos los genes contienen varios elementos de respuesta diferentes. Por consiguiente, el hecho de si estos genes se transcriben depende de cuáles factores de transcripción específicos se sintetizan en la célula y de si esos factores de transcripción son activos o no. Por ejemplo, cuando las células están expuestas a radicales libres (véase el capítulo 2), un factor de transcripción proteico se une a elementos de respuesta antioxidantes en los promotores de varios genes. Como resultado, la célula produce enzimas que desintegran los radicales libres convirtiéndolos en sustancias inocuas.

Muchos factores de transcripción requieren activarse antes de que afecten la transcripción de los genes. Uno de los ejemplos mejor conocidos es el papel que el estrógeno, una hormona sexual, desempeña en el control de la producción de óvulos en las aves. El gen de la albúmina, la proteína de la clara de huevo, no se transcribe en invierno, cuando las aves no se aparean y los niveles de estrógenos son bajos. Durante la temporada de apareamiento, los ovarios de las aves hembra liberan estrógeno, que entra en las células del oviducto y se enlaza a una proteína (llamada comúnmente receptor del estrógeno, pero que también es un factor de transcripción). El complejo estrógeno-receptor se adhiere luego a un elemento de respuesta al estrógeno en el promotor del gen de la albúmina. Esta adhesión facilita la unión de la RNA polimerasa con el promotor del gen y el inicio de la transcripción de RNAm; este último se traduce después en grandes cantidades de albúmina. Una activación similar de la transcripción de genes por hormonas esteroides se produce en otros animales, incluso en los seres humanos. Un ejemplo de la importancia de la regulación hormonal de la transcripción durante el desarrollo son

En algún momento entre los 13 y 15 años, las chicas pasan por la pubertad: sus senos aumentan de tamaño, sus caderas se ensanchan y comienzan a menstruar. Sin embargo, en algunos casos, una chica podría desarrollar todos los signos exteriores de feminidad, pero no menstrúa. Finalmente, cuando resulta claro que no sólo se trata de un retraso en el desarrollo físico, expone su situación al médico, quien toma una pequeña muestra de sangre para realizar una prueba de cromosomas. En algunos casos, la prueba de cromosomas arroja lo que parece un resultado imposible: los cromosomas sexuales de la chica son XY, una combinación que normalmente daría origen a un varón. La razón por la que no ha comenzado a menstruar es que no tiene ovarios ni útero; en su lugar posee testículos que han permanecido en el interior de su cavidad abdominal. Tiene aproximadamente las mismas concentraciones de *andrógenos* (las hormonas sexuales masculinas, como la testosterona) que se encuentran en la sangre en un varón de esa edad. De hecho, los andrógenos, producidos por los testículos, han estado presentes desde una etapa muy temprana de su desarrollo. El problema es que sus células no responden a estas hormonas, una extraña condición que se conoce como *insensibilidad a los andrógenos*. Este trastorno fue un serio problema para María José Martínez Patiño, una destacada atleta española que participó en los Juegos Olímpicos hace algunos años, pero que fue excluida de la competencia de carrera de vallas porque sus células carecían de cuerpos de Barr, que normalmente están presentes en las mujeres. Al cabo de tres años de lucha, finalmente se reconoció el hecho de que María José se había desarrollado como mujer y se le permitió competir contra otras atletas de su género.

Muchos rasgos masculinos, entre ellos la formación de un pene, el descenso de los testículos a sacos fuera de la cavidad corporal y las características sexuales que se desarrollan en la pubertad, como el crecimiento de la barba y una mayor masa muscular, se adquieren porque diversas células del organismo responden a las hormonas sexuales masculinas que los testículos producen. En los varones normales, muchas células corporales tienen proteínas receptoras de andrógenos en su citoplasma. Cuando estas proteínas se unen a hormonas sexuales como la testosterona, el complejo constituido por las hormonas y los receptores se une a los elementos de respuesta a los andrógenos en los promotores de genes específicos e influye en la transcripción del RNAm. Las moléculas de RNAm se traducen en proteínas que contribuyen a la manifestación de la masculinidad. En diferentes células el complejo de receptor de andrógenos y testosterona influye en la transcripción de los genes de diversas formas, los que da origen a una amplia gama de características masculinas. Como ocurre con todas las proteínas, los receptores de andrógenos son codificados por genes específicos (es interesante hacer notar que el gen que codifica la pro-



FIGURA E10-1 La insensibilidad a los andrógenos origina rasgos femeninos
Esta persona tiene un cromosoma X y uno Y. Tiene testículos que producen testosterona, pero una mutación en sus genes de receptores de andrógenos impide que sus células respondan a la testosterona, lo que da por resultado su apariencia femenina.

los defectos genéticos en los que los receptores de las hormonas sexuales no funcionan (véase la sección "Guardián de la salud: Sexo, envejecimiento y mutaciones"). En esos casos, las células del individuo no responden a la hormona, lo que impide que se presenten ciertos acontecimientos esenciales en el desarrollo sexual.

Algunas regiones de los cromosomas están condensadas y normalmente no se transcriben

Algunas partes de los cromosomas eucarióticos se hallan en un estado compacto y muy condensado, en el que la mayor parte del DNA parece ser inaccesible para la RNA polimerasa. Algunas de estas regiones son partes estructurales de los cromosomas que no contienen genes. Otras regiones apretadamente condensadas contienen genes funcionales que, por el momento, no están en proceso de transcripción. Cuando se necesita el producto de un gen, la parte del cromosoma que contiene ese gen se "descondensa", es decir, se afloja de manera que la secuencia de nucleótidos se vuelva accesible a la RNA polimerasa y pueda realizarse la transcripción.

Grandes porciones de cromosomas pueden hallarse desactivadas, lo que impide la transcripción

En algunos casos, la mayor parte de un cromosoma puede estar condensada, por lo que es en gran medida inaccesible para la RNA polimerasa. Un ejemplo de esta situación se presenta en los cromosomas sexuales de las hembras de los mamíferos. Los machos de los mamíferos tienen normalmente un cromosoma X y uno Y (XY), mientras que las hembras tienen dos cromosomas X (XX). En consecuencia, las hembras tienen la capacidad de sintetizar dos veces más RNAm a partir de los genes de sus dos cromosomas X que los machos, quienes poseen un solo cromosoma X. En 1961, la genetista Mary Lyon propuso la hipótesis de que quizá uno de los dos cromosomas X en las mujeres estaba inactivo de alguna forma, de tal manera que sus genes no se expresaban. Pronto se comprobó que esta hipótesis era correcta. Más recientemente se encontró que la desactivación del cromosoma X era otro caso de "RNA regulador" que controlaba la expresión de los genes. Muy temprano en el desarrollo (alrededor del día 16 en los humanos), mediante un mecanismo que aún no se com-

teína receptora de andrógenos está en el cromosoma X). Hay más de 200 formas mutantes del gen del receptor de andrógenos. Las más severas son las inserciones, deleciones o mutaciones puntuales que provocan un codón de "alto" prematuro. Como sabes, estos tipos de mutaciones tienen una alta probabilidad de provocar efectos catastróficos en la estructura y función de las proteínas.

Un individuo que posee un gen del receptor de andrógenos mutante, aunque sea genéticamente un hombre con cromosomas X y Y, será incapaz de elaborar proteínas receptoras de andrógenos que funcionen normalmente y, por consiguiente, no podrá responder a la testosterona que producen sus testículos. Es así que un cambio en la secuencia de nucleótidos de un gen individual, que origina la producción de un solo tipo de proteína defectuosa, hace que una persona que es genéticamente varón se vea y se sienta como mujer (**FIGURA E10-1**).

Un segundo tipo de mutación ofrece pistas para resolver el misterio de por qué envejece la gente. ¿Por qué aparecen canas, la piel se arruga, las articulaciones duelen y los ojos se nublan conforme se envejece? Un número reducido de individuos tienen un gen defectuoso que origina el *síndrome de Werner*, que se manifiesta como envejecimiento prematuro (**FIGURA E10-2**). Las personas que padecen este trastorno mueren por causas relacionadas con el envejecimiento alrededor de los 50 años. Investigaciones recientes han permitido localizar las mutaciones de la mayoría de las víctimas del síndrome de Werner en un gen que codifica una enzima que interviene en la duplicación del DNA. Como hemos visto, la duplicación exacta del DNA es crucial para la producción de células que funcionen normalmente. Si una mutación altera la capacidad de las enzimas para promover una duplicación exacta del DNA y para corregir y reparar errores en este proceso, entonces las mutaciones se acumularán progresivamente en las células de todo el organismo.

El hecho de que un aumento general en las mutaciones provocadas por enzimas de duplicación defectuosas produce síntomas de edad avanzada apoya una de las hipótesis acerca de cómo se originan muchos de los síntomas del envejecimiento normal. Durante una vida larga (por ejemplo, de 80 años), las mutaciones se acumulan gradualmente, a causa de errores en la duplicación del DNA y de daños inducidos en el DNA por el ambiente. Con el tiempo, estas mutaciones alteran casi todos los aspectos del funcionamiento corporal y contribuyen al fallecimiento por "vejez".

Los trastornos como la insensibilidad a los andrógenos y el síndrome de Werner permiten comprender más profundamente el efecto de las mutaciones, la función de genes específicos y de las proteínas que elaboran, la forma en que las hormonas regulan la transcripción de los genes e incluso el misterio del envejecimiento.



FIGURA E10-2 Mujer de 48 años con el síndrome de Werner Este trastorno, más común entre personas de ascendencia japonesa, es el resultado de una mutación que interfiere en la duplicación correcta del DNA y aumenta la incidencia de mutaciones en todo el organismo.

prende del todo, un cromosoma X comienza a producir grandes cantidades de una molécula específica de RNA, llamada Xist, que cubre el cromosoma y provoca que éste se condense en una masa compacta. Bajo un microscopio óptico, este cromosoma X condensado aparece en el núcleo como una mancha oscura llamada **cuerpo de Barr** (**FIGURA 10-12**), llamado así en honor de su descubridor, Murray Barr. Aproximadamente el 85 por ciento de los genes en un cromosoma X inactivo no se transcriben.

Hasta hace unos cuantos años, los organizadores de los Juegos Olímpicos intentaban verificar que las atletas que compiten en eventos femeniles fueran verdaderamente mujeres, mediante la aplicación de una prueba del sexo basada en los genes. Las mujeres que "pasaban" la prueba recibían una tarjeta de certificación de género, un requisito para participar en muchas competencias atléticas femeniles. Un tipo de prueba del sexo que se utilizó recientemente en los Juegos Olímpicos de 1996, celebrados en Atlanta, consiste en verificar que en las células de la atleta en cuestión haya cuerpos de Barr. Esta prueba creó un grave problema a una corredora de obstáculos española, María José Martínez Patiño, porque no se encontraron cuerpos de Barr en sus células. Para conocer más

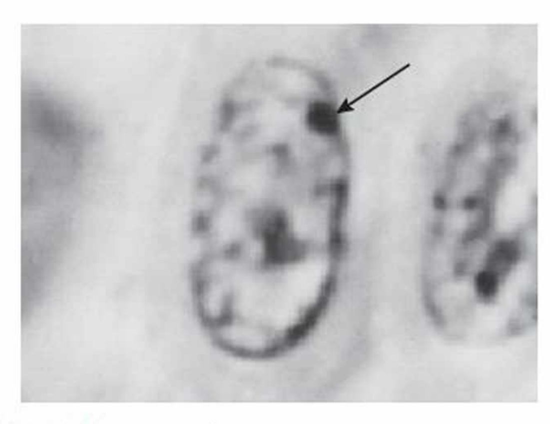


FIGURA 10-12 Cuerpos de Barr
Las manchas negras en el extremo superior derecho del núcleo es un cromosoma X inactivo llamado cuerpo de Barr, que por lo general se encuentra sólo en las células de las hembras de los mamíferos.

acerca de esta historia, véase "Guardián de la salud: Sexo, envejecimiento y mutaciones".

Por lo general, grandes grupos de células (todas descendientes de una célula "ancestral" común durante el desarrollo) tienen el mismo cromosoma X inactivo. Como resultado, los cuerpos de las hembras de los mamíferos (incluidas las mujeres) se componen de zonas de células en los que uno de los cromosomas X está totalmente activo y zonas de células en los que el otro cromosoma X está activo. Los resultados de este fenómeno se observan claramente en el gato manchado (FIGURA 10-13). El cromosoma X del gato contiene un gen que codifica una enzima productora del pigmento del pelaje. De este gen existen dos versiones: una produce pelaje anaranjado y la otra pelaje negro. Si un cromosoma X de una gata tiene la versión naranja del gen del color del pelaje y el otro cromosoma X tiene la versión negra, la gata tendrá el pelaje con manchas anaranjadas y negras. Estas manchas representan zonas de la piel que se desarrollaron a partir de células del embrión inicial en las que diferentes cromosomas X estaban inactivos. Por consiguiente, la coloración en manchas se presenta casi exclusivamente en las hembras. Puesto que los machos poseen un solo cromosoma X, que está activo en todas sus células, tienen pelaje negro o naranja, pero no una mezcla de ambos.



FIGURA 10-13 La desactivación del cromosoma X regula la expresión de los genes
Esta gata manchada tiene un gen de pelaje anaranjado en uno de sus cromosomas X y un gen de pelaje negro en el otro cromosoma X. La desactivación de diferentes cromosomas X produce las manchas negras y anaranjadas. El color blanco se debe a un gen totalmente diferente, que impide por completo la formación de pigmento.



OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

¡VIVA LA DIFERENCIA!

¿Cómo nos ayuda el conocimiento acerca de la transcripción y la traducción a comprender las diferencias físicas entre hombres y mujeres? En la década de 1930 los biólogos sabían que uno o más genes en el cromosoma Y eran esenciales para determinar si un mamífero se desarrollaría como macho o como hembra. En 1990 la investigación al respecto condujo al descubrimiento del gen *SRY*, siglas de "*sex-determining region on the Y chromosome*" (región determinante del sexo en el cromosoma Y). El gen *SRY se* encuentra en todos los machos de los mamíferos, incluidos los seres humanos. Experimentos con ratones han demostrado su importancia en la determinación del sexo. Si un embrión de ratón con dos cromosomas X recibe una copia del *SRY* pero no el resto del cromosoma Y, el embrión desarrolla características de un macho: tendrá testículos y un pene y se comportará como un ratón macho. (Sin embargo, estos ratones macho XX son estériles porque otros genes localizados en el cromosoma Y son necesarios para la producción de esperma funcional.) Los embriones de ratón que carecen del gen *SRY* se desarrollan como hembras, sin importar si tienen dos cromosomas X, o uno X y uno Y. La conclusión: los mamíferos macho (XY) tienen todos los genes necesarios para ser hembras, pero no son tales porque poseen un gen *SRY*. Asimismo, las hembras de los mamíferos (XX) tienen todos los genes necesarios para ser machos, pero como *no* poseen el gen *SRY*, se desarrollan como hembras.

¿Cómo logra el gen *SRY* ejercer tal enorme efecto en las características de un mamífero? Con base en lo que aprendiste en este capítulo, probablemente no te sorprenderá saber que el *SRY* codifica un factor de transcripción. El gen *SRY* se transcribe sólo por un breve lapso durante el desarrollo embrionario, y sólo en las células que se convertirán en testículos. Después se vuelve inactivo durante el resto de la vida del animal. Sin embargo, en el breve lapso en el que se produce, el factor de transcripción que el gen *SRY* se encarga de codificar estimula la expresión de muchos otros genes, cuyos productos proteicos son esenciales para el desarrollo de los testículos. Una vez formados, los testículos en el embrión secretan testosterona, que se une a los receptores de andrógenos y activa otros genes, lo que conduce al desarrollo del pene y el escroto. La expresión física del género, por consiguiente, depende de la expresión cuidadosamente regulada de muchos genes, entre los cuales, uno solo, el *SRY*, sirve como el interruptor inicial que activa el desarrollo de un macho.

Piensa en esto Hemos descrito brevemente dos diferentes formas en las que una persona con cromosomas sexuales XY pueden desarrollarse como mujeres: el cromosoma Y podría tener un gen defectuoso *SRY*, o el cromosoma X podría tener un gen del receptor de andrógenos defectuoso. Supongamos que una chica de 16 años está acongojada y aterrada porque nunca ha menstruado, y le pregunta a su médico qué sucede. El médico ordena una prueba de cromosomas y quizá también un perfil de hormonas; al analizar los resultados, descubre que, de hecho, la paciente tiene cromosomas X y Y, pero tiene insensibilidad a los andrógenos, o bien, carece de un gen *SRY* funcional. ¿Qué debería decirle el médico? Desde luego, se le tendrá que decir que no tiene útero, que no menstruará nunca y que jamás podrá tener hijos. Pero, más allá de eso, ¿qué? Para la mayoría de la gente, una persona con dos cromosomas X es una mujer, y una con un cromosoma X y uno Y es un hombre, y eso es todo. ¿El médico debería decirle que es genéticamente hombre aunque fisiológicamente es mujer? ¿Qué provocaría esto en la imagen y la salud psicológica de la paciente? ¿Qué harías tú en el lugar del médico? Para ver cómo un médico manejó este dilema, véase "The Curse of the Garcias", escrito por Robert Marion, en la revista *Discover*, diciembre de 2000.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

10.1 ¿Cuál es la relación entre los genes y las proteínas?

Los genes son segmentos de DNA que se transcriben a RNA y, en el caso de la mayoría de los genes, se traducen en proteínas. La transcripción produce tres tipos de RNA que son necesarios para la traducción: RNA mensajero (RNAm), RNA de transferencia (RNAt) y RNA ribosómico (RNAr). Durante la traducción, el RNAt y el RNAr colaboran con enzimas y otras proteínas para descifrar la secuencia de bases del RNAm y elaborar una proteína con la secuencia de aminoácidos que el gen especifica. El código genético se compone de codones, que son secuencias de tres bases del RNAm que especifican un aminoácido de la cadena proteica, o bien, el fin de la síntesis de la proteína (codones de terminación o de "alto").

10.2 ¿Cómo se transcribe la información de un gen al RNA?

Dentro de una célula individual sólo se transcriben ciertos genes. Cuando la célula necesita el producto de un gen, la RNA polimerasa se une a la región del promotor del gen y sintetiza una cadena individual de RNA. Este RNA es complementario respecto a la cadena molde de la doble hélice de DNA del gen. Las proteínas celulares, llamadas factores de transcripción, pueden unirse con partes del promotor y favorecer o impedir la transcripción de un gen determinado.

Web tutorial 10.1 Transcripción

10.3 ¿Cómo se traduce la secuencia de bases de una molécula de RNA mensajero a proteínas?

En las células procarióticas todos los nucleótidos de un gen codificador de proteína codifican los aminoácidos y, por consiguiente, el RNA que se transcribe a partir del gen es el RNAm que se traducirá en un ribosoma. En las células eucarióticas, los genes codificadores de proteínas constan de dos partes: los exones, que codifican los aminoácidos en una proteína, y los intrones, que no hacen tal función. De esta forma, los intrones en la trancripción inicial de pre-RNAm deben ser eliminados y los exones deben empalmarse o ayustarse para producir un RNAm maduro.

En los eucariotas el RNAm maduro transporta la información genética del núcleo al citoplasma, donde los ribosomas la utilizan para sintetizar una proteína. Los ribosomas contienen RNAr y proteínas que se organizan en subunidades grandes y pequeñas. Estas subunidades se reúnen en el primer codón AUG de la molécula de RNAm para formar la maquinaria completa de síntesis de proteínas. Los RNAt llevan los aminoácidos correctos al ribosoma para su incorporación a la proteína en crecimiento. El RNAt que se une y, por consiguiente, el aminoácido que se entrega, dependen del apareamiento de bases entre el anticodón del RNAt y el codón del RNAm. Dos RNAt, cada uno con un aminoácido, se unen simultáneamente al ribosoma; la subunidad mayor cataliza la formación de enlaces peptídicos entre los aminoácidos. Conforme se acopla cada nuevo aminoácido, se desacopla un RNAt y el ribosoma avanza un codón para unirse a otro RNAt que lleva el siguiente aminoácido especificado por el RNAm. La adición de aminoácidos a la proteína en crecimiento prosigue hasta que se alcanza un codón de terminación, el cual indica al ribosoma que deberá desintegrarse y liberar tanto el RNAm como la proteína recién formada.

Web tutorial 10.2 Traducción

10.4 ¿Cómo influyen las mutaciones del DNA en la función de los genes?

Una mutación es un cambio en la secuencia de nucleótidos de un gen. Las mutaciones pueden ser causadas por errores en el apareamiento de bases durante la duplicación de la molécula de DNA, por agentes químicos o por factores ambientales como la radiación. Los tipos más comunes de mutaciones incluyen inversiones, translocaciones, inserciones, deleciones y sustituciones (mutaciones puntuales). Las mutaciones pueden ser neutras, silenciosas o dañinas, pero en algunos casos poco comunes la mutación favorece una mejor adaptación al ambiente y, por lo tanto, se verá favorecida por la selección natural.

10.5 ¿Cómo se regulan los genes?

Para que un gen se exprese es necesario transcribirlo y traducirlo; la proteína resultante debe realizar cierta acción dentro de la célula. La función de la célula, la etapa de desarrollo del organismo y el ambiente regulan la expresión de los genes individuales de la célula en un momento dado. El control de la regulación de los genes se efectúa en muchas etapas. La cantidad de RNAm que se sintetiza a partir de un gen específico se regula aumentando o reduciendo la rapidez de su transcripción y también cambiando la estabilidad del RNAm mismo. También se regula la rapidez de traducción de los RNAm. La regulación de la transcripción y de la traducción influye en el número de moléculas de proteína que se producen a partir de un gen determinado. Muchas proteínas, aun después de sintetizadas, deben modificarse para que puedan desempeñar su función. Además de regular los genes individuales, las células regulan la transcripción de grupos de genes. Por ejemplo, cromosomas enteros o partes de cromosomas podrían estar condensados y ser inaccesibles a la RNA polimerasa, mientras que otras partes están expandidas y se transcriben libremente.

TÉRMINOS CLAVE

ácido ribonucleico (RNA) *pág. 169*
anticodón *pág. 176*
cadena molde *pág. 172*
código genético *pág. 171*
codón *pág. 171*
codón de inicio *pág. 171*
codón de terminación *pág. 171*
cuerpo de Barr *pág. 185*
exón *pág. 174*
gen estructural *pág. 181*
gen regulador *pág. 181*
intrón *pág. 174*
mutación *pág. 178*
mutación neutra *pág. 179*
mutación por deleción *pág. 179*
mutación por inserción *pág. 179*
mutación puntual *pág. 179*
operador *pág. 181*
operón *pág. 181*
operón lactosa *pág. 181*
promotor *pág. 172*
proteína represora *pág. 181*
ribosoma *pág. 170*
RNA de transferencia (RNAt) *pág. 170*
RNA mensajero (RNAm) *pág. 170*
RNA polimerasa *pág. 172*
RNA ribosómico (RNAr) *pág. 170*
sustitución de nucleótidos *pág. 179*
traducción *pág. 170*
transcripción *pág. 170*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. ¿Cuáles son las diferencias entre el RNA y el DNA?
2. ¿Cuáles son los tres tipos de RNA? ¿Cuál es la función de cada uno?
3. Define los siguientes términos: *código genético, codón* y *anticodón*. ¿Cuál es la relación entre las bases del DNA, los codones del RNAm y los anticodones del RNAt?
4. ¿Cómo se forma RNAm maduro a partir de un gen eucariótico?
5. Describe la síntesis de proteínas y dibuja un diagrama que la ilustre.
6. Explica el papel del apareamiento de bases complementarias en la transcripción y en la traducción.
7. Describe algunos mecanismos de regulación de los genes.
8. Define el término *mutación*. La mayoría de las mutaciones ¿son benéficas o perjudiciales? Explica tu respuesta.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Como vimos en este capítulo, son muchos los factores que influyen en la expresión de los genes; entre esos factores destacan las hormonas. El uso de esteroides anabólicos y hormonas del crecimiento por parte de los atletas ha generado controversia en los últimos años. Las hormonas influyen indudablemente en la expresión de los genes, pero, en sentido más amplio, también influyen las vitaminas y los alimentos. ¿Cuáles crees que deberían ser las pautas respecto al uso de hormonas? ¿Los atletas deberían tomar esteroides u hormonas del crecimiento? ¿Se debe administrar hormonas del crecimiento a los niños en riesgo de no alcanzar una estatura normal? ¿Se debe permitir a los padres solicitar hormonas del crecimiento para sus hijos de estatura normal, con la expectativa de convertirlos en futuros jugadores de básquetbol?
2. Hace unos 40 años, algunos investigadores reportaron que podían transferir el aprendizaje de un animal (un platelminto) a otro ali-

mentando a los animales no entrenados con los entrenados. Además, afirmaban que el RNA era la molécula activa del aprendizaje. De acuerdo con tu conocimiento de las funciones del RNA y de las proteínas en las células, ¿crees que un recuerdo *específico* (por ejemplo, recordar las secuencias de las bases de los codones del código genético) podría estar codificado por una molécula *específica* de RNA y que esta molécula de RNA podría transferir ese recuerdo a otra persona? En otras palabras, ¿en el futuro será posible que aprendas biología tomando una píldora de RNA? Si es así, ¿cómo funcionaría esto? Si no, ¿puedes proponer una hipótesis razonable para los resultados con los platelmintos? ¿Cómo probarías tu hipótesis?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Gibbs, W. W. "The Unseen Genome: Beyond DNA". *Scientific American*, diciembre de 2003. La expresión de los genes puede regularse a través de generaciones modificando los nucleótidos de DNA.

Grunstein, M. "Histones as Regulators of Genes". *Scientific American*, octubre de 1992. Los histones son proteínas asociadas con el DNA en los cromosomas eucarióticos. Alguna vez se pensó que eran una especie de andamio para el DNA, pero en realidad son importantes en la regulación de los genes.

Marion, R. "The Curse of the Garcias". *Discover*, diciembre de 2000. En este artículo se relata cómo un médico diagnosticó y brindó consejo a un paciente con insensibilidad a los andrógenos.

Mattick, J. S. "The Hidden Genetic Program of Complex Organisms". *Scientific American*, octubre de 2004. Organismos "avanzados", como los seres humanos, tienen sólo un poco más de genes que los gusanos, pero tienen mucho más DNA que *no* codifica proteínas. Parte de este DNA codifica RNA regulador que podría ser crucial en el desarrollo de cuerpos complejos.

Nirenberg, M. W. "The Genetic Code: II". *Scientific American*, marzo de 1963. Nirenberg describe algunos de los experimentos en los que descifró buena parte del código genético.

Tijan, R. "Molecular Machines That Control Genes". *Scientific American*, febrero de 1995. Complejos de proteínas regulan los genes que habrán de transcribirse en una célula y, por consiguiente, ayudan a determinar la estructura y función de la célula.

CAPÍTULO

11 La continuidad de la vida: Reproducción celular e individual



Las quemaduras por el Sol no sólo son dolorosas, sino que en ocasiones provocan cáncer de la piel.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: ¿Qué tanto vale la pena un buen bronceado?

11.1 ¿Cuál es la función de la reproducción celular en la vida de células individuales y de organismos completos?

El ciclo celular procariótico consiste en crecimiento y fisión binaria

El ciclo celular eucariótico consiste en la interfase y la división celular

11.2 ¿Cómo se organiza el DNA en los cromosomas de las células eucarióticas?

El cromosoma eucariótico consiste en una molécula de DNA lineal unida a proteínas

Los cromosomas eucarióticos se presentan habitualmente en pares homólogos con información genética similar

11.3 ¿Cómo se reproducen las células por división celular mitótica?

Durante la profase los cromosomas se condensan y los microtúbulos del huso se forman y se unen a los cromosomas

Durante la metafase los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador de la célula

Durante la anafase las cromátidas hermanas se separan y son atraídas hacia polos opuestos de la célula

Durante la telofase la envoltura nuclear se forma alrededor de ambos grupos de cromosomas

Durante la citocinesis el citoplasma se divide entre dos células hijas

11.4 ¿Cómo se controla el ciclo celular?

Investigación científica: Copias al carbón, la clonación en la naturaleza y en el laboratorio

Los puntos de control regulan el progreso durante el ciclo celular

La actividad de enzimas específicas impulsa el ciclo celular

Mecanismos de regulación sobre los puntos de control

11.5 ¿Por qué tantos organismos se reproducen sexualmente?

Las mutaciones de DNA son la fuente última de la variabilidad genética

La reproducción sexual puede combinar diferentes alelos progenitores en un solo descendiente

11.6 ¿Cómo la división celular meiótica produce células haploides?

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce núcleos hijos haploides

Guardián de la salud: Cáncer, división celular mitótica descontrolada

La división celular meiótica seguida por la fusión de gametos mantiene constante el número de cromosomas de una generación a otra

La meiosis I separa los cromosomas homólogos en dos núcleos haploides hijos

La meiosis II separa las cromátidas hermanas en cuatro núcleos hijos

11.7 ¿Cuándo ocurren la división celular meiótica y mitótica en el ciclo de vida de los eucariotas?

En los ciclos de vida haploides, la mayoría del ciclo consta de células haploides

En los ciclos de vida diploides la mayoría del ciclo consiste en células diploides

En la alternancia del ciclo de vida de las generaciones, hay tanto etapas multicelulares haploides como diploides

11.8 ¿De qué forma la meiosis y la reproducción sexual originan variabilidad genética?

La redistribución de homólogos crea combinaciones nuevas de cromosomas

El entrecruzamiento crea cromosomas con combinaciones nuevas de genes

La fusión de gametos aporta más variabilidad genética a la descendencia

11.9 ¿Cómo se reproducen los animales?

La reproducción asexual no implica la fusión de espermatozoide y óvulo

La reproducción sexual requiere de la unión de un espermatozoide y un óvulo

11.10 ¿Cómo funciona el aparato reproductor humano?

La capacidad para reproducirse se inicia en la pubertad

El tracto reproductor masculino incluye los testículos y las estructuras accesorias

El tracto reproductor femenino incluye los ovarios y las estructuras accesorias

11.11 ¿Cómo procede el desarrollo animal?

Con la segmentación del cigoto se inicia el desarrollo

La gastrulación forma tres capas de tejidos

Las estructuras adultas se desarrollan durante la organogénesis

11.12 ¿Cómo se controla el desarrollo?

Cada célula contiene todos los planos genéticos del organismo

Investigación científica: La promesa de las células madre

La transcripción genética se regula con precisión durante el desarrollo

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO ¿Qué tanto vale la pena un buen bronceado?



ESTUDIO DE CASO

¿QUÉ TANTO VALE LA PENA UN BUEN BRONCEADO?

A RAQUEL LE GUSTAN los paseos al aire libre y los rayos del Sol. Incluso cuando ella no participaba en competencias de natación con el equipo de su escuela, jugaba voleibol o simplemente tomaba el Sol. Sus amigos admiraban su estupendo bronceado. Esa primavera, cuando una compañera del equipo le avisó que tenía un visible lunar negro en la espalda, Raquel sólo se encogió de hombros diciendo: "Siempre he tenido un lunar en ese lugar". Ella habría olvidado por completo la situación, a no ser porque su entrenador de natación le pidió que se practicara una revisión médica. Entonces, ella concertó una cita con su doctor de cabecera, quien le quitaría el lunar en su consultorio.

Después de una cirugía menor, Raquel se olvidó del asunto y su herida cicatrizó a tiempo para su siguiente competencia deportiva, en la cual ganó el primer lugar en los 100 metros estilo mariposa. Se sentía en la cima del mundo. No obstante, su doctor le llamó pocos días después. Siguiendo un procedimiento de rutina, éste mandó el tejido extirpado a un laboratorio para su análisis. El diagnóstico fue un tipo de cáncer llamado melanoma.

Se trataba de un cáncer de piel que generalmente empieza con una pigmentación en las células más profundas de la piel. Luego el cáncer puede expandirse a otras partes del cuerpo, incluyendo los órganos internos, originando así un padecimiento muy difícil de tratar que con frecuencia resulta mortal. En Estados Unidos la Asociación Dermatológica Nacional calcula que a más de 54,000 personas en ese país se les diagnosticará melanoma este año y como consecuencia habrá 8000 muertes. En la actualidad se trata del tipo de cáncer más común en las personas de entre 25 y 29 años de edad. Con frecuencia el melanoma es provocado por la exposición a los rayos ultravioleta de la luz solar.

¿Por qué se forman los cánceres? ¿Cómo es que la luz solar es una causa del cáncer? Para contestar estas preguntas necesitamos comprender cómo se dividen las células, cómo controlan su rapidez de división celular y cómo las células cancerosas escapan a tales controles.

11.1 ¿CUÁL ES LA FUNCIÓN DE LA REPRODUCCIÓN CELULAR EN LA VIDA DE CÉLULAS INDIVIDUALES Y DE ORGANISMOS COMPLETOS?

El **ciclo celular** es la secuencia de actividades que ocurren de una división celular a la siguiente. Cuando una célula se divide tiene que transmitir a sus descendientes (a menudo llamados "células hijas") la información genética (DNA) y los demás componentes celulares que necesitan, como mitocondrias, ribosomas y retículo endoplásmico. Buena parte de este texto se dedica a las actividades de la células cuando no se dividen. Sin embargo, en este capítulo nos enfocaremos en los mecanismos de la división celular y en el papel de ésta en las vidas de células individuales y de organismos multicelulares.

La reproducción en la cual se forman descendientes a partir de un solo progenitor, sin la intervención de los gametos (espermatozoide y óvulo) de dos progenitores, se denomina **reproducción asexual**. Los organismos unicelulares, incluyendo los *Paramecium* de los estanques (FIGURA 11.1a) y la levadura que hace que el pan se expanda (FIGURA 11.1b), se reproducen asexualmente por división celular —cada ciclo celular produce dos nuevos organismos a partir de cada célula preexistente. No obstante, la reproducción asexual no se restringe a los organismos unicelulares. Durante tu vida también tú has vivido la reproducción asexual, o al menos tus células lo han hecho. Desde tu concepción un solo óvulo fertilizado, mediante división celular (reproducción asexual) ha producido todos los billones de células en tu cuerpo, y cotidianamente las células siguen dividiéndose en diferentes órganos, como tu piel y tus intestinos.

Los organismos multicelulares también se reproducen asexualmente. Al igual que su pariente la anémona marina, una *Hydra* se reproduce haciendo crecer una pequeña réplica de sí misma, una yema, en su cuerpo (FIGURA 11-1c). La yema se se-

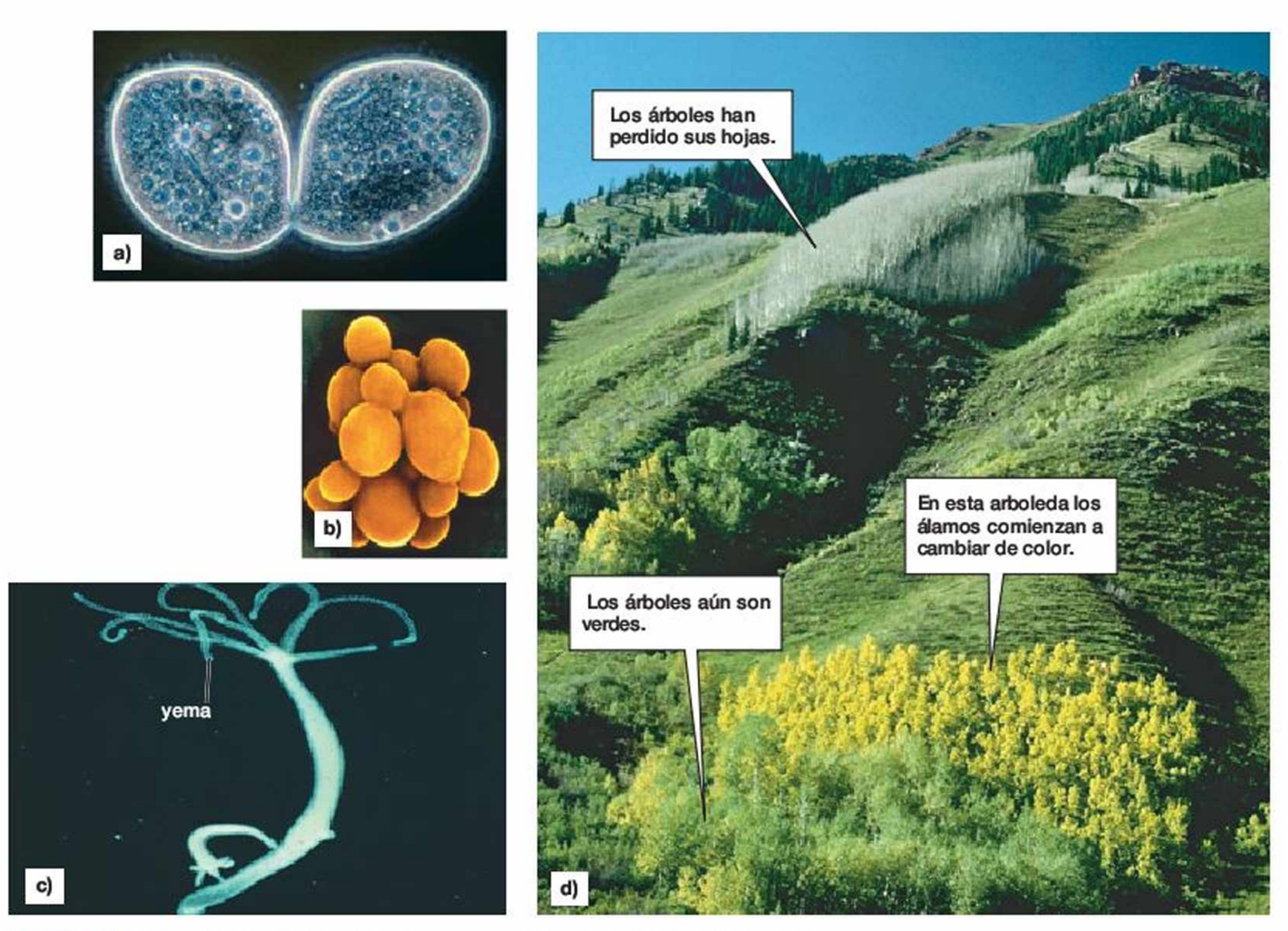


FIGURA 11-1 La división celular en los eucariotas permite la reproducción asexual
a) En los microorganismos unicelulares, como el protista *Paramecium*, la división celular produce dos organismos idénticos entre sí y al progenitor e independientes. ***b)*** La levadura, un hongo unicelular, se reproduce mediante división celular. ***c)*** La *Hydra*, un pariente de agua dulce de la anémona marina, se reproduce haciendo crecer en un costado una réplica en miniatura de sí misma (una yema). Cuando se desarrolla por completo, la yema se separa de su progenitora para vivir de forma independiente. ***d)*** En esta arboleda los álamos a menudo son idénticos genéticamente; cada uno crece a partir de las raíces de un solo árbol ancestral. Esta foto muestra tres arboledas separadas cerca de Aspen, Colorado. En otoño la apariencia de sus hojas muestra la identidad genética dentro de una arboleda y las diferencias genéticas entre éstas.

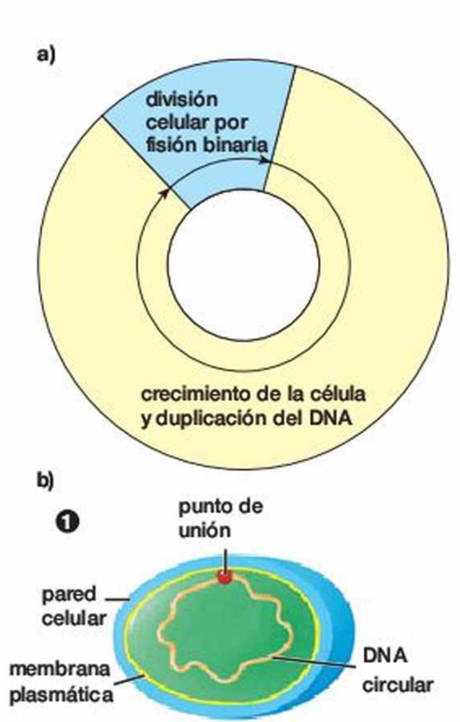
para finalmente de su progenitora para vivir de forma independiente. Muchas plantas y hongos se reproducen tanto asexual como sexualmente. Las hermosas alamedas de Colorado, Utah y Nuevo México (**FIGURA 11-1d**) se desarrollan asexualmente a partir de retoños que crecen del sistema de raíces de un solo árbol progenitor. Aunque la arboleda entera parece una población de árboles individuales, se puede considerar como un solo individuo, cuyos numerosos troncos están interconectados por un sistema común de raíces. Los álamos también se reproducen mediante semillas que se elaboran por la vía de la reproducción sexual.

Tanto las células eucarióticas como las procarióticas tienen ciclos celulares que incluyen crecimiento, duplicación de DNA y división celular. Como las diferencias estructurales y funcionales entre estos dos tipos de células, los ciclos celulares de los procariotas y los eucariotas difieren considerablemente.

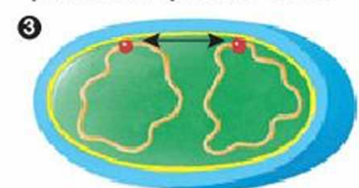
El ciclo celular procariótico consiste en crecimiento y fisión binaria

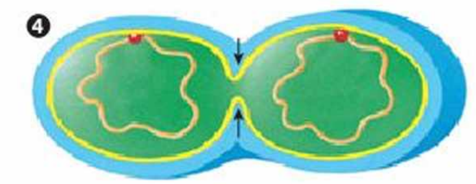
Con los suficientes nutrimentos y temperaturas favorables, por lo general, muchas células procarióticas se dividen o se preparan para dividirse. El ciclo celular consta de un periodo de crecimiento relativamente largo —durante el cual la célula también duplica su DNA—, seguido por una división celular rápida (**FIGURA 11-2a**).

Las células procarióticas experimentan un proceso de división celular que se conoce como **fisión binaria**, que significa "partir en dos". El cromosoma procariótico que contiene el DNA por lo general es circular y está unido a una parte de la membrana plasmática (**FIGURA 11-2b**, ①). Durante la extensa "fase de crecimiento" del ciclo celular procariótico, se duplica el DNA y se producen dos cromosomas idénticos que se unen a la membrana plasmática en puntos separados aunque cercanos (figura 11-2b, ②). La célula aumenta de tamaño tanto durante la duplicación del DNA como después de ella. Conforme la célula crece, se alarga la membrana plasmática entre los puntos de unión de los cromosomas, y éstos quedan más separados (figura 11-2b, ③). Cuando la célula aproximadamente ha duplicado su tamaño, la membrana plasmática que rodea la parte media de la célula crece rápidamente hacia adentro entre los dos sitios de fijación del DNA (figura 11-2b, ④). Con la fusión de la membrana plasmática a lo largo del ecuador de la célula, se completa la fisión binaria y se forman dos células hijas y cada una contiene uno de los cromosomas (figura 11-2b, ⑤). Como la duplicación del DNA produce dos moléculas idénticas de DNA (excepto en la mutación ocasional), las dos células hijas son genéticamente idénticas a la célula progenitora y entre sí.









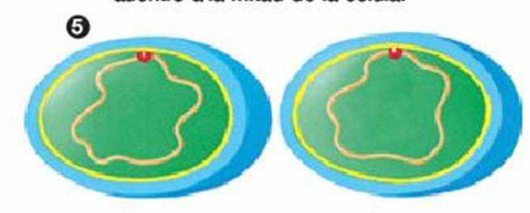


FIGURA 11-2 El ciclo celular procariótico
a) El ciclo celular procariótico consta de crecimiento y duplicación de DNA, seguido por la fisión binaria. ***b)*** Fisión binaria en las células procarióticas.

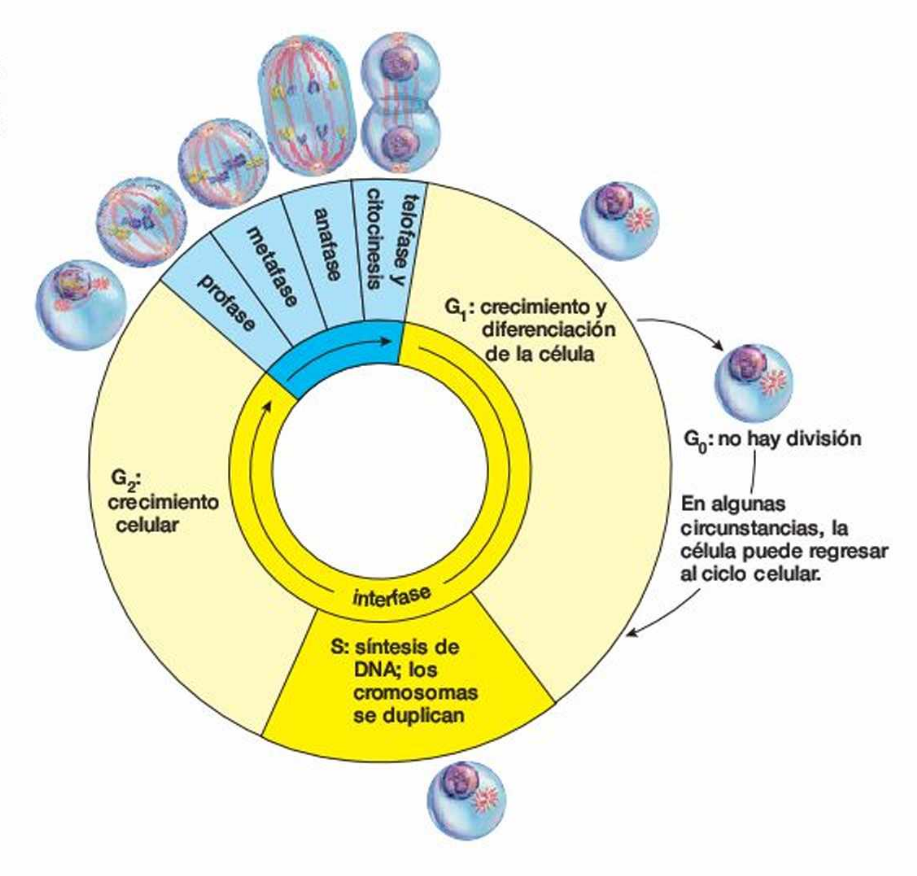


FIGURA 11-3 Ciclo celular eucariótico El ciclo celular eucariótico abarca la interfase y la división celular mitótica. Es posible que algunas células que entran en la fase G_0 no se vuelvan a dividir.

En condiciones ideales la fisión binaria de los procariotas se lleva a cabo con rapidez. Por ejemplo, la bacteria intestinal común *Escherichia coli* puede crecer, duplicar su DNA y dividirse en aproximadamente 20 minutos. Por fortuna, las condiciones en nuestros intestinos no son ideales para el crecimiento de las bacterias; de otra forma, ¡las bacterias pronto pesarían más que el resto de nuestro cuerpo!

El ciclo celular eucariótico consiste en la interfase y la división celular

El ciclo celular eucariótico (**FIGURA 11-3**) es un poco más complejo que el ciclo celular procariótico. Por lo regular, las células recién formadas toman nutrimentos de su ambiente, sintetizan más componentes celulares y aumentan de tamaño. Después de cierto tiempo —según el organismo de que se trate, del tipo de célula y de los nutrimentos disponibles—, la célula se divide. Cada célula hija puede entonces entrar en otro ciclo celular y producir más células. Sin embargo, muchas células recién formadas se dividen sólo si reciben las señales para hacerlo, tales señales como las hormonas de crecimiento causan que las células entren a otro ciclo celular. Incluso otras células pueden salir totalmente del ciclo celular y nunca volver a dividirse. En nuestro organismo las células de la médula ósea y de la piel se dividen hasta una vez al día. En el otro extremo, la mayoría de las células nerviosas y musculares no vuelven a dividirse después de que maduran; si una de estas células muere, no se repone.

Durante la interfase, la célula eucariótica aumenta de tamaño y duplica su DNA

El ciclo celular eucariótico se divide en dos fases principales: interfase y división celular (véase la figura 11-3). Durante la **interfase** la célula toma nutrimentos de su ambiente, crece y duplica sus cromosomas. A excepción de la división celular meiótica (que se describe más adelante), la **división celular** distribuye una copia de cada cromosoma y, por lo regular, cerca de la mitad del citoplasma (junto con mitocondrias, ribosomas y otros organelos) a cada una de las dos células hijas.

La mayoría de las células eucarióticas pasan la mayoría de su tiempo en la interfase, preparándose para la división celular. Por ejemplo, las células de nuestra piel, que se dividen todos los días, pasan alrededor de 22 horas en la interfase. La interfase misma contiene tres etapas: G_1 (primera fase de intervalo o de crecimiento), S (síntesis de DNA) y G_2 (segunda fase de intervalo o de crecimiento).

Con la finalidad de explorar dichas etapas, consideremos el caso de una célula hija recién formada, que entra en la fase G_1 de la interfase, durante la cual adquiere o sintetiza los materiales necesarios para su crecimiento y la división celular. Durante la fase G_1 la célula es sensible a las señales internas y externas que ayudan a la célula a "decidirse" si se divide. Si la decisión es positiva, la célula entra en la fase S, que es cuando se realiza la síntesis de DNA. Después de duplicar su DNA, la célula completa su crecimiento en la fase G_2 antes de dividirse.

Como alternativa, si durante la fase G_1 la "decisión de división" es negativa, la célula también puede abandonar el ciclo celular durante G_1 y entrar en una fase conocida como G_0. En ésta las células están vivas y metabólicamente activas, quizás incluso aumenten de tamaño, pero no duplican su DNA ni se dividen. En esta fase es cuando muchas células se especializan, es decir, se **diferencian**. Las células musculares se llenan con las proteínas contráctiles miosina y actina. Algunas células del sistema inmunitario se empacan con retículo endoplásmico para producir grandes cantidades de proteínas con función de anticuerpos; en tanto que las células nerviosas forman grandes fibras, llamadas axones, que les permiten conectarse con otras células. Muchas células diferenciadas, entre ellas las del músculo cardiaco, de los ojos y del cerebro, se quedan en G_0 durante toda la vida.

Como sugiere este análisis, el ciclo celular está regulado minuciosamente durante la vida de un organismo. Sin la suficiente división celular en el momento y en los órganos adecuados, se afectaría el desarrollo, o las partes corporales serían incapaces de remplazar células dañadas o agotadas. Con una división celular excesiva se podrían formar cánceres. Investigaremos cómo se controla el ciclo celular en la sección 11.4.

En las células eucarióticas hay dos tipos de división celular: la división celular mitótica y la meiótica

Las células eucarióticas pueden experimentar uno de dos tipos de división celular que están evolutivamente relacionados, pero son muy diferentes: la división celular mitótica y la división celular meiótica. La **división celular mitótica** consiste en división nuclear (llamada **mitosis**) que va seguida por la división citoplásmica (**citocinesis**). El término *mitosis* proviene de la palabra griega mitos que significa "hilo"; durante la mitosis, los cromosomas se condensan y son visibles en forma de estructuras delgadas parecidas a hilos, cuando se observan con un microscopio óptico. La citocinesis ("movimiento celular" en griego) es el proceso mediante el cual el citoplasma se divide entre las dos células hijas. Como veremos más adelante en este capítulo, la mitosis da una copia del cromosoma duplicado de la célula progenitora a cada uno de los núcleos de las células hijas; en tanto que la citocinesis, por lo general, coloca uno de estos núcleos en cada célula hija. Por lo tanto, la división celular mitótica casi siempre produce dos células hijas que son genéticamente idénticas entre sí y respecto a la célula progenitora, y por lo general contienen aproximadamente cantidades iguales de citoplasma.

La división celular mitótica ocurre en todos los tipos de organismos eucarióticos. Es el mecanismo de reproducción asexual de las células eucarióticas, incluyendo organismos unicelulares como la levadura, la *Amoeba* y el *Paramecium*, así como en los organismos multicelulares como la *Hydra* y los álamos. Por último la división celular mitótica es sumamente importante en los organismos multicelulares, incluso cuando todo el organismo no se reproduzca asexualmente.

En la vida de los organismos multicelulares, la división celular mitótica seguida por la diferenciación de las células hijas permite que un huevo fertilizado se convierta en un adulto con quizá billones de células especializadas. La división celular mitótica también permite que un organismo conserve sus tejidos, muchos de los cuales requieren frecuente remplazo. Por ejemplo, las células de tu mucosa estomacal, que constantemente se ven expuestas a la acidez y a enzimas digestivas, sólo sobreviven durante tres días. Sin la división celular mitótica que remplace tales células de corta vida, tu cuerpo pronto sería incapaz de funcionar adecuadamente. Estas divisiones también permiten que el cuerpo se repare a sí mismo o incluso que en ocasiones regenere partes afectadas por una lesión.

La división celular mitótica también juega un papel en la biotecnología. La mitosis produce los núcleos que se utilizan en la clonación, cuyo caso se examina en la sección "Investigación científica: Copias al carbón, la clonación en la naturaleza y en el laboratorio", más adelante en este capítulo. Como por lo general la mitosis produce células hijas que son genéticamente idénticas a la célula progenitora, los clones son genéticamente idénticos a sus respectivos "donadores nucleares" (el organismo que aporta los núcleos para cada clonación). Por último, la división celular mitótica puede generar *células madre*, las cuales, tanto en el caso de embriones como de adultos, pueden producir una amplia variedad de tipos de células diferenciadas, como las nerviosas, las del sistema inmunitario o las musculares.

En los organismos eucarióticos la **reproducción sexual** es posible gracias a un proceso conocido como **división celular meiótica**. En los mamíferos ésta sólo se lleva a cabo en los ovarios y los testículos. El proceso de división celular meiótica comprende una división nuclear especializada llamada **meiosis** y dos series de citocinesis para producir cuatro células hijas capaces de convertirse en **gametos** (óvulos o espermatozoides). Estos gametos contienen la mitad del material genético del progenitor. Por consiguiente, las células producidas mediante división celular meiótica no son genéticamente idénticas entre sí *ni* a la célula original. Durante la reproducción sexual la fusión de dos gametos, uno de cada progenitor, restablece un complemento total de material genético y forma un descendiente genéticamente único que es parecido a ambos progenitores, aunque no es idéntico a ninguno de ellos (véase la sección 11.6).

Examinaremos los eventos de la mitosis y la meiosis brevemente. No obstante, para entender los mecanismos de ambas y de su importancia genética y evolutiva, primero tendremos que explorar cómo se empaqueta el DNA en los cromosomas eucarióticos.

11.2 ¿CÓMO SE ORGANIZA EL DNA EN LOS CROMOSOMAS DE LAS CÉLULAS EUCARIÓTICAS?

El cromosoma eucariótico consiste en una molécula de DNA lineal unida a proteínas

Hacer que todo el DNA de una célula eucariótica quepa en el núcleo no es una tarea simple. Si estuviera colocado punta a punta, todo el DNA de una célula de tu cuerpo tendría una longitud aproximada de 1.83 metros; sin embargo, este DNA debe caber en un núcleo que es cuando menos ¡un millón de veces más pequeño! El grado de compactación, o condensación, del DNA varía según la etapa del ciclo celular. Durante la mayoría de la vida de una célula, mucho del DNA presenta su dispersión máxima y está fácilmente disponible para la trascripción. En esta condición de extensión, los **cromosomas**

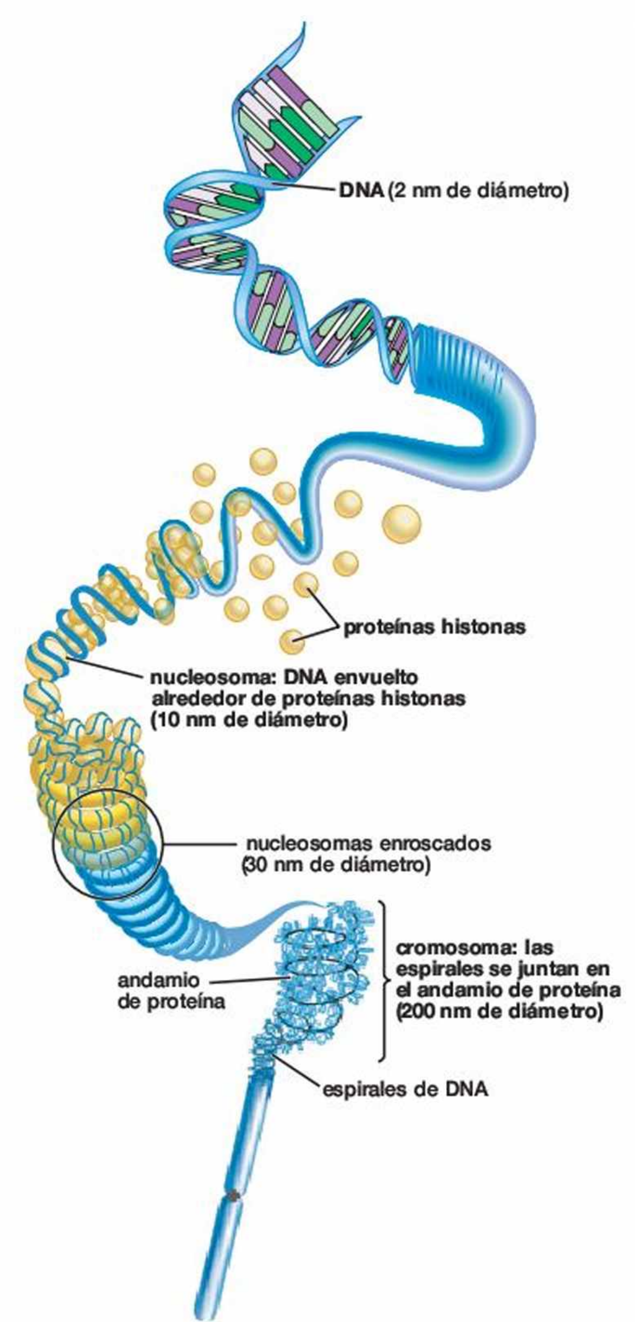


FIGURA 11-4 Estructura del cromosoma
Un cromosoma eucariótico contiene una sola molécula de DNA lineal (arriba), que en los seres humanos es de aproximadamente 14 a 73 milímetros (mm) de largo y 2 nanómetros (nm) de diámetro. El DNA se enrolla alrededor de proteínas llamadas histonas y forma **nucleosomas** que son las unidades de empaquetamiento del DNA (parte media); esto reduce la longitud a cerca de un sexto de la original. Otras proteínas enrollan los nucleosomas adyacentes, como el perro de juguete Slinky, reduciendo así la longitud en otro factor de 6 o 7. Las espirales de DNA y sus proteínas asociadas están unidas en bucles para mantener las espirales de proteínas más grandes "como andamio" para completar el cromosoma (abajo). Todo este envoltorio y enroscado hace que el cromosoma de la interfase extendido sea aproximadamente 1000 veces más corto que la molécula de DNA que contiene. Incluso otras proteínas producen otra condensación de cerca de 10 veces durante la división celular (véase la figura 11-6).

individuales, que constan de una sola molécula de DNA y muchos de los cuales están asociados con proteínas (FIGURA 11-4), son demasiado pequeños para ser visibles bajo el microscopio óptico. No obstante, en la división celular los cromosomas deben ser ordenados y trasladados al interior de dos núcleos hijos. Al igual que es más fácil organizar una hebra cuando está enrollada y apretada en carretes, ordenar y transportar los cromosomas es más sencillo cuando están condensados y encogidos. Durante la división celular, ciertas proteínas pliegan el DNA de cada cromosoma para formar estructuras compactas que son visibles bajo el microscopio óptico.

¿Cuál es la relación entre los genes y los cromosomas? Recuerda que los genes son secuencias de DNA cuya longitud va desde algunos cientos hasta muchos miles de nucleótidos. Una sola molécula de DNA puede contener cientos o incluso miles de genes, dispuestos en un orden lineal específico a lo largo de las cadenas de DNA. Cada gen ocupa un lugar específico, o **locus**, en un cromosoma específico.

Los cromosomas varían en longitud y, por lo tanto, en el número de genes que contienen. El cromosoma humano más grande, el cromosoma 1, contiene aproximadamente 3000 genes; mientras que uno de los cromosomas humanos más pequeños, el cromosoma 22, contiene sólo alrededor de 600 genes.

Además de los genes, cada cromosoma tiene regiones especializadas que son esenciales para su estructura y su función: dos telómeros y un centrómero (FIGURA 11-5). Los dos extremos de un cromosoma consisten en secuencias repetidas de nucleótidos llamadas **telómeros** ("parte final" en griego), los cuales son fundamentales para la estabilidad del cromosoma. Sin los telómeros, los extremos de los cromosomas podrían ser eliminados por enzimas reparadoras de DNA, o bien, los extremos de dos o más cromosomas podrían conectarse y formar estructuras largas poco manejables, que quizá no se distribuirían adecuadamente en el núcleo de las células hijas durante la división celular.

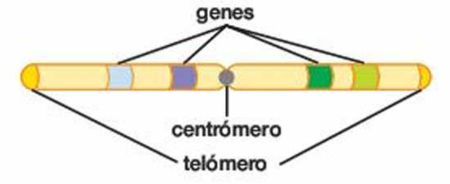


FIGURA 11-5 Principales características de un cromosoma eucariótico

Al momento de condensarse, el DNA de cada cromosoma ya se ha duplicado para formar dos moléculas de DNA, que permanecen unidas entre sí en el **centrómero** (FIGURA 11-6). Aunque *centrómero* significa "cuerpo medio", el centrómero de un cromosoma puede estar casi en cualquier punto a lo largo de la molécula de DNA. En tanto los dos cromosomas permanezcan unidos por el centrómero, nos referimos a cada

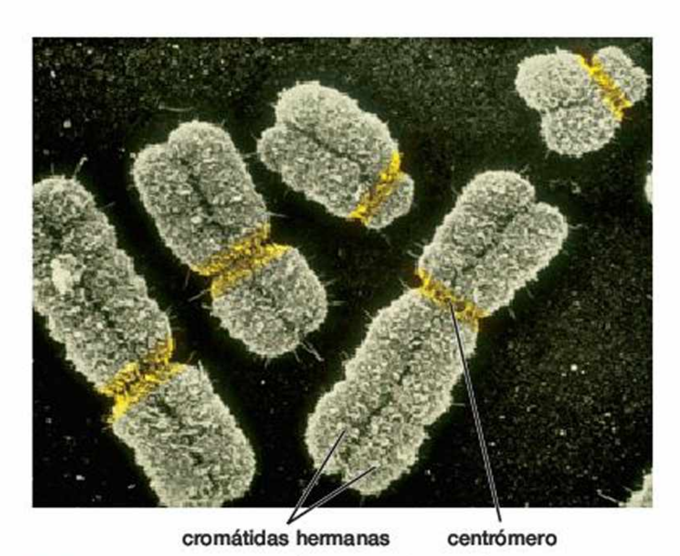


FIGURA 11-6 Cromosomas humanos durante la mitosis
El DNA y las proteínas asociadas de estos cromosomas humanos duplicados se han enroscado para formar las gruesas y cortas cromátidas hermanas unidas por el centrómero. Cada cadena visible de "textura" es un lazo de DNA. Durante la división celular, los cromosomas condensados tienen de 5 a 20 micrómetros de largo.

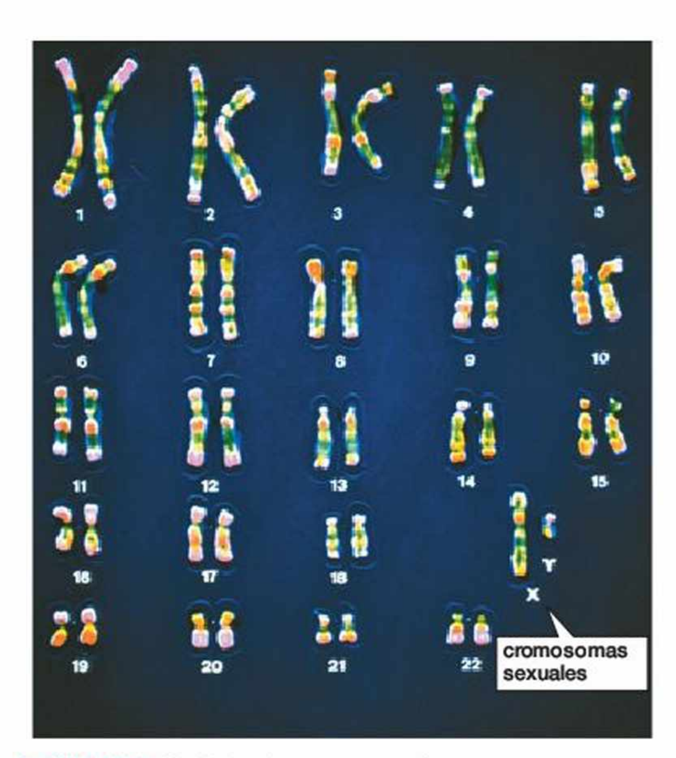


FIGURA 11-9 Cariotipo humano masculino
La tinción y fotografía del juego completo de cromosomas duplicados de una sola célula en proceso de división permite obtener su cariotipo. Las imágenes de los cromosomas individuales se recortan y se disponen en orden descendente de tamaño. Los cromosomas se presentan en pares (homólogos) que son semejantes en cuanto a tamaño y a modalidades de tinción, y que contienen un material genético similar. Los cromosomas 1 a 22 son autosomas; en tanto que los cromosomas X y Y son los cromosomas sexuales. Observa que el cromosoma Y es mucho más pequeño que el cromosoma X. Si éste fuera un cariotipo hembra, contendría dos cromosomas X.

cromosoma como una **cromátida** hermana. Por ende, el producto de la duplicación del DNA es un **cromosoma duplicado** con dos cromátidas hermanas idénticas (**FIGURA 11-7**).

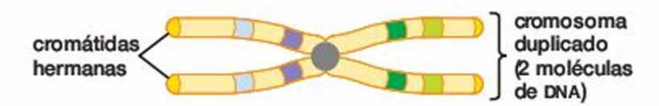


FIGURA 11-7 Un cromosoma duplicado consta de dos cromátidas hermanas

Durante la división celular mitótica, las dos cromátidas hermanas se separan y cada una se transforma en un cromosoma no duplicado independiente que es entregado a una de las dos células hijas (**FIGURA 11-8**).

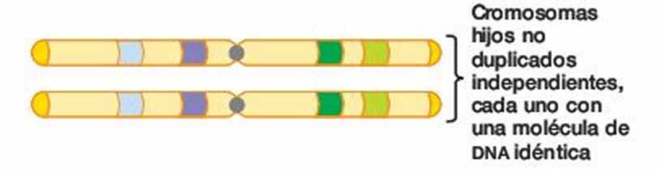
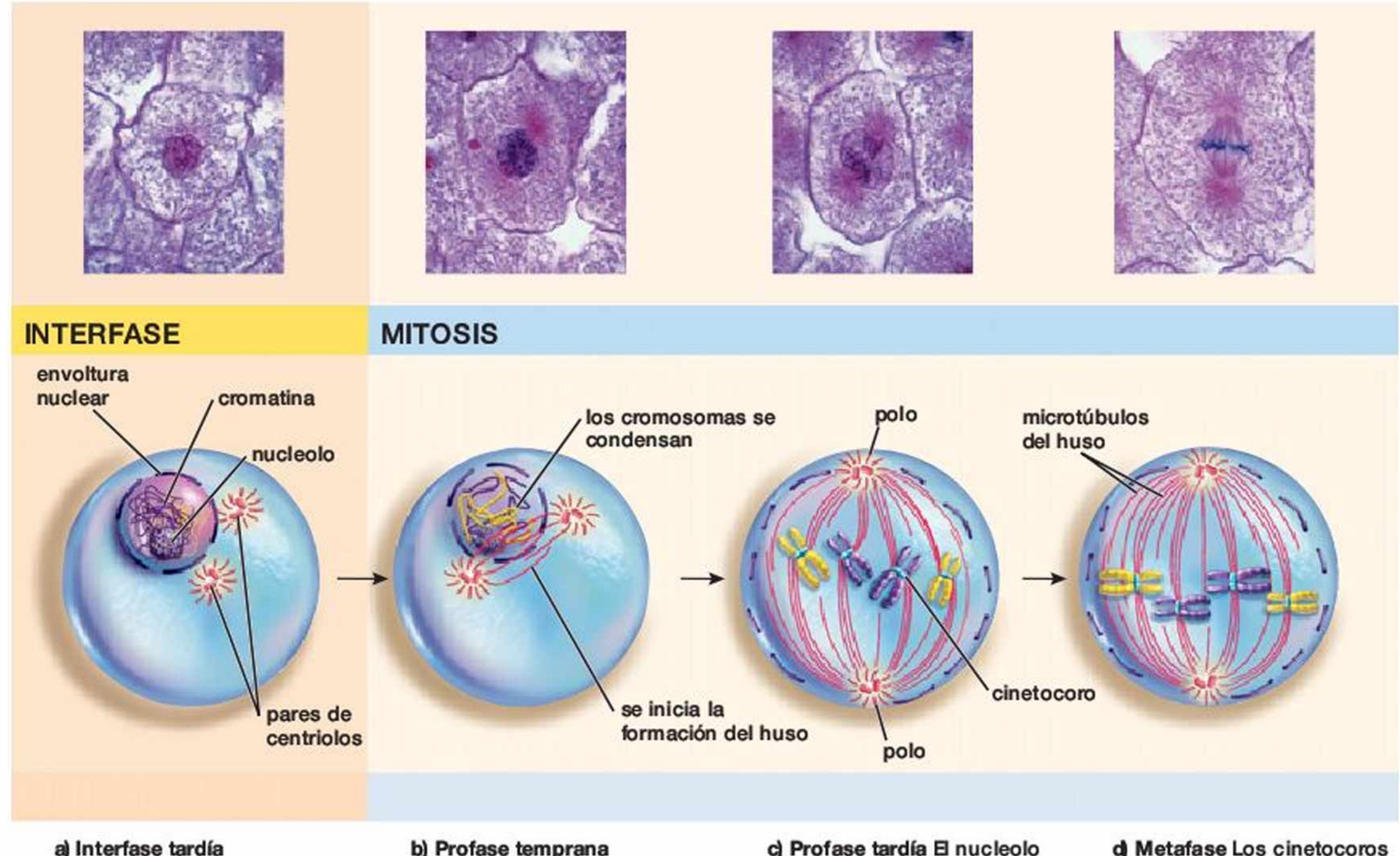


FIGURA 11-8 Cromátidas hermanas separadas se vuelven dos cromosomas independientes

Los cromosomas eucarióticos se presentan habitualmente en pares homólogos con información genética similar

Los cromosomas de cada especie eucariótica tienen formas, tamaños y modalidades de tinción característicos (**FIGURA 11-9**). Al observar el juego completo de cromosomas teñidos de una célula (su **cariotipo**), resulta evidente que las células no reproductoras de muchos organismos, incluyendo a los seres humanos, contienen pares de cromosomas. Salvo una única excepción que analizaremos en breve, ambos miembros de cada par tienen la misma longitud y la misma modalidad de tinción. Esta semejanza en cuanto a tamaño, forma y modalidad de tinción se debe a que cada uno de los cromosomas de un par contiene los mismos genes, dispuestos en idéntico orden. Los cromosomas que contienen los mismos genes se denominan *cromosomas homólogos*, o simplemente **homólogos**, lo cual significa "decir la misma cosa". Las células con pares de cromosomas homólogos se describen como **diploides**, esto es, "de forma doble".

Consideremos una célula de la piel humana. Aunque tiene 46 cromosomas en total, la célula no tiene 46 cromosomas totalmente *diferentes*. La célula tiene dos copias del cromosoma 1, dos copias del cromosoma 2, y así sucesivamente, hasta llegar al cromosoma 22. Tales cromosomas, cuya apariencia y composición genética son similares, están apareados en células diploides de ambos sexos y se llaman **autosomas**. La célula tiene además dos **cromosomas sexuales**: dos cromosomas X, o un cromosoma X y uno Y. Los cromosomas X y Y son bastante diferentes en tamaño (véase la figura 11-9) y en composición genética.



a) Interfase tardía Los cromosomas se han duplicado pero permanecen relajados. También los centriolos se han duplicado y agrupado.

b) Profase temprana Los cromosomas se condensan y se acortan; los microtúbulos del huso comienzan a formarse entre pares separados de centriolos.

c) Profase tardía El nucleolo desaparece; la envoltura nuclear se desintegra; y los microtúbulos del huso se fijan al cinetocoro de cada cromátida hermana.

d) Metafase Los cinetocoros interactúan; los microtúbulos del huso alinean los cromosomas en el ecuador de la célula.

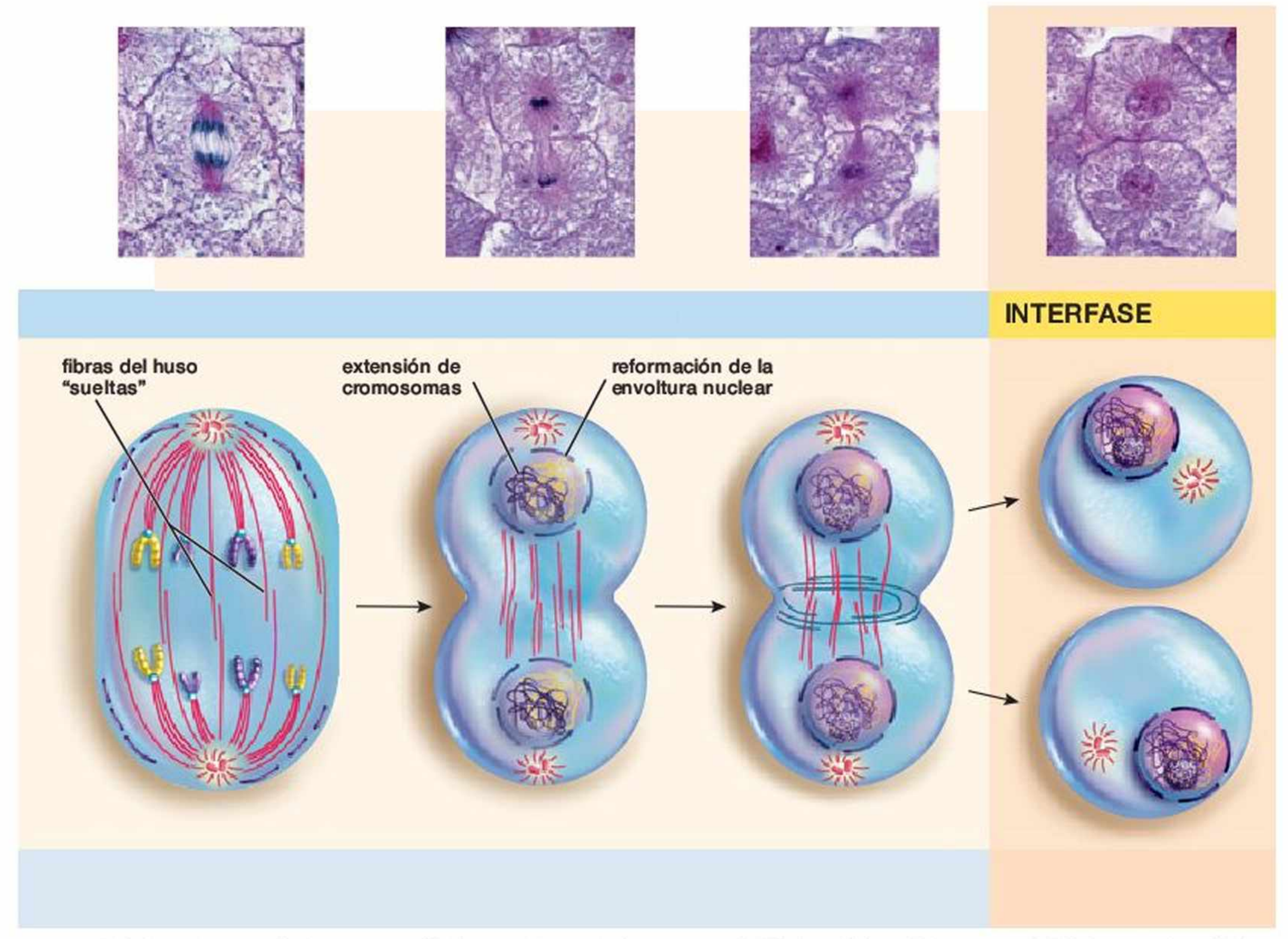
FIGURA 11-10 División celular mitótica en una célula animal
PREGUNTA: ¿Cuáles serían las consecuencias si un conjunto de cromátidas hermanas no se separara durante la anafase?

De manera que los cromosomas sexuales son una excepción a la regla de que los cromosomas homólogos contienen los mismos genes. No obstante, como veremos más adelante, los cromosomas X y Y se comportan como homólogos durante el proceso de división celular meiótica, por lo que se considera a los X y Y como un par en nuestro "sistema contable de cromosomas".

La mayoría de las células del cuerpo humano son diploides. Sin embargo, durante la reproducción sexual las células de los ovarios o de los testículos sufren una división celular meiótica para producir gametos (espermatozoides u óvulos) que tienen sólo un miembro de cada par de autosomas y uno de los dos cromosomas sexuales. Las células que contienen sólo un ejemplar de cada tipo de cromosoma se denominan **haploides** (que significa "mitad"). En los seres humanos una célula haploide contiene uno de los 22 pares de autosomas más el cromosoma sexual X o Y, para sumar un total de 23 cromosomas. (Piensa en una célula haploide como la que contiene *la mitad* del número diploide de cromosomas, o uno de cada tipo de cromosomas. Una célula diploide contiene dos cromosomas de cada tipo). Cuando un espermatozoide fertiliza un óvulo, la fusión de dos células haploides produce una célula diploide con dos copias de cada tipo de cromosoma.

De acuerdo con la simbología en uso en biología, el número de tipos diferentes de cromosomas de una especie se denomina *número haploide* y se designa como n. En los seres humanos $n = 23$ porque tenemos 23 tipos diferentes de cromosomas (autosomas 1 al 22 más un cromosoma sexual). Las células diploides contienen $2n$ cromosomas. Así, cada célula humana no reproductora tiene 46 (2×23) cromosomas.

Cada especie tiene un número característico de cromosomas en sus células; pero el número difiere de manera significativa entre una especie y otra.



e) Anafase Las cromátidas hermanas se separan y se desplazan hacia polos opuestos de la célula; los microtúbulos del huso separan los polos.

f) Telofase Un conjunto de cromosomas llega a cada polo y se relaja en su estado desplegado; la envoltura nuclear empieza a formarse alrededor de cada conjunto; los microtúbulos del huso comienzan a desaparecer.

g) Citocinesis La célula se divide en dos; cada célula hija recibe un núcleo y aproximadamente la mitad del citoplasma.

h) Interfase de las células hijas Los microtúbulos del huso desaparecen, se forman envolturas nucleares intactas, los cromosomas terminan de desplegarse y el nucleolo aparece otra vez.

Organismo	*n* (número haploide)	2*n* (número diploide)
Ser humano	23	46
Gorila, chimpancé	24	48
Perro	39	78
Gato	19	38
Camarón	127	254
Mosca de la fruta	4	8
Chícharo	7	14
Papa	24	48
Batata	45	90

No todos los organismos son diploides. El moho del pan *Neurospora*, por ejemplo, tiene células haploides durante la mayor parte de su ciclo de vida. Por otro lado, algunas plantas poseen más de dos copias de cada tipo de cromosoma, con 4*n*, 6*n* o incluso más cromosomas por célula (estas plantas son **poliploides**).

11.3 ¿CÓMO SE REPRODUCEN LAS CÉLULAS POR DIVISIÓN CELULAR MITÓTICA?

Como vimos anteriormente, la división celular mitótica (**FIGURA 11-10**) consiste en mitosis (división nuclear) y citocinesis (división citoplásmica). Después de la interfase (figura 11-10a), cuando se duplicaron los cromosomas de la célula y se realizaron todas las demás preparaciones necesarias para la división, puede ocurrir la división celular mitótica. Estudiaremos por separado la mitosis y la citocinesis, aun cuando es posible que se traslapen en algún momento.

Por conveniencia dividiremos la mitosis en cuatro fases, tomando en cuenta el aspecto y el comportamiento de los cromosomas: **1.** *profase*, **2.** *metafase*, **3.** *anafase* y **4.** *telofase*. Sin embargo, como en casi todos los procesos biológicos, estas fases no son realmente acontecimientos independientes, sino que forman un continuo donde cada fase se funde con la siguiente.

Durante la profase los cromosomas se condensan y los microtúbulos del huso se forman y se unen a los cromosomas

La primera fase de la mitosis se llama **profase** (que significa "la etapa previa" en griego). Durante la profase suceden tres acontecimientos principales: **1.** se condensan los cromosomas duplicados, **2.** se forman los microtúbulos del huso y **3.** el huso capta los cromosomas (figura 11-10b y c).

Recuerda que la duplicación de los cromosomas se realiza durante la fase S de la interfase. Por lo tanto, al comenzar la mitosis cada cromosoma ya consta de dos cromátidas hermanas unidas entre sí por el centrómero. Durante la profase los cromosomas duplicados se enroscan y se condensan. Además, desaparece el nucleolo, que es una estructura del interior del núcleo donde se ensamblan los ribosomas.

Cuando se condensan los cromosomas duplicados, se comienzan a ensamblar los **microtúbulos del huso**. En toda célula eucariótica los movimientos correctos de los cromosomas durante la mitosis dependen de estos microtúbulos del huso. En las células animales los microtúbulos del huso se originan en una región donde hay un par de **centriolos** que contienen microtúbulos llamada centrosoma. Durante la interfase se forma un nuevo par de centriolos cerca del par ya existente. Durante la profase cada par de centriolos migra hacia lados opuestos del núcleo. Cada par de centriolos actúa como punto central desde el cual irradian los microtúbulos del huso, tanto hacia adentro en la dirección del núcleo, como hacia afuera en la dirección de la membrana plasmática. Estos puntos se conocen como los *polos del huso*. Aunque las células de plantas, hongos y muchas algas no contienen centriolos, en la división celular mitótica forman husos funcionales.

Conforme los microtúbulos del huso adoptan la forma de una canasta completa en torno al núcleo, la envoltura nuclear se desintegra y libera los cromosomas duplicados. En el centrómero cada cromátida hermana tiene una estructura formada de proteínas llamada **cinetocoro**, que sirve como punto de fijación de los microtúbulos del huso. En cada cromosoma duplicado el cinetocoro de cada cromátida hermana se une a los extremos de los microtúbulos del huso que se dirigen hacia un polo de la célula; en tanto que el cinetocoro de la otra cromátida hermana se une al microtúbulo del huso y se dirige hacia el polo opuesto de la célula (figura 11-10c). Cuando las cromátidas hermanas se separan en una etapa más tardía de la mitosis, los cromosomas recién independizados avanzan a lo largo de los microtúbulos del huso hacia polos opuestos. Algunos de los microtúbulos del huso no se fijan en los cromosomas; en cambio, tienen extremos libres que se traslapan a lo largo del ecuador de la célula. Como veremos, estos microtúbulos del huso sueltos se encargarán de separar los dos polos del huso en una etapa posterior de la mitosis.

Durante la metafase los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador de la célula

Al término de la profase, los dos cinetocoros de cada cromosoma duplicado están conectados a microtúbulos del huso provenientes de polos opuestos de la célula. En consecuencia, cada cromosoma duplicado está conectado a ambos polos del huso. Durante la **metafase** (la "etapa media"), los dos cinetocoros de un cromosoma duplicado participan en un "juego de tira y afloja". Durante este proceso el cinetocoro regula la longitud de los microtúbulos del huso. Los microtúbulos se alargan y se acortan hasta que cada cromosoma duplicado se alinea correctamente a lo largo del ecuador de la célula, con un cinetocoro "mirando" hacia cada polo (figura 11-10d).

Durante la anafase las cromátidas hermanas se separan y son atraídas hacia polos opuestos de la célula

Al comenzar la **anafase** (figura 11-10e), los cromosomas duplicados con las cromátidas hermanas se separan y se vuelven cromosomas hijos no duplicados independientes. Tal separación permite que los "motores proteicos" de los cinetocoros tiren de los cromosomas hacia los polos, a lo largo de los microtúbulos del huso. Uno de los dos cromosomas hijos derivados de cada cromosoma progenitor original se mueve hacia cada uno de los polos de la célula. Mientras los cinetocoros remolcan sus cromosomas hacia los polos, los microtúbulos del huso sueltos interactúan y se alargan con la finalidad de separar los polos de la célula, obligando así a ésta a adoptar una forma ovalada (véase la figura 11-10e). Puesto que los cromosomas hijos son copias idénticas de los cromosomas progenitores, los dos grupos de cromosomas que se forman en polos opuestos de la célula contienen una copia de cada uno de los cromosomas presentes en la célula original.

Durante la telofase la envoltura nuclear se forma alrededor de ambos grupos de cromosomas

Cuando los cromosomas alcanzan los polos, empieza la **telofase** (la "etapa final") (figura 11-10f). Los microtúbulos del huso se desintegran y se forma una envoltura nuclear en torno a cada grupo de cromosomas. Los cromosomas regresan a su estado desplegado y aparecen nuevamente los nucleolos. En la mayoría de las células, la citocinesis se lleva a cabo durante la telofase, donde cada núcleo hijo se separa en una célula individual (figura 11-10g).

Durante la citocinesis el citoplasma se divide entre dos células hijas

En las células animales unos microfilamentos fijos en la membrana plasmática forman un anillo en torno al ecuador de la célula. Durante la citocinesis este anillo se contrae y constriñe el ecuador de la célula, de forma análoga a lo que ocurre cuando uno tira del cordón de la cintura de unos pantalones deportivos. La "cintura" termina contrayéndose totalmente y el citoplasma se divide en dos células hijas nuevas (**FIGURA 11-11**).

En las células vegetales la citocinesis es muy diferente, quizá porque la rígida pared celular impide dividir una célula en dos comprimiendo la parte central. En cambio, del aparato de Golgi brotan vesículas llenas de carbohidratos que se alinean a lo largo del ecuador de la célula entre los dos núcleos (**FIGURA 11-12**). Estas vesículas se fusionan y producen una estructura llamada **placa celular**, con forma de saco aplastado, rodeada por una membrana plasmática y llena de carbohidratos

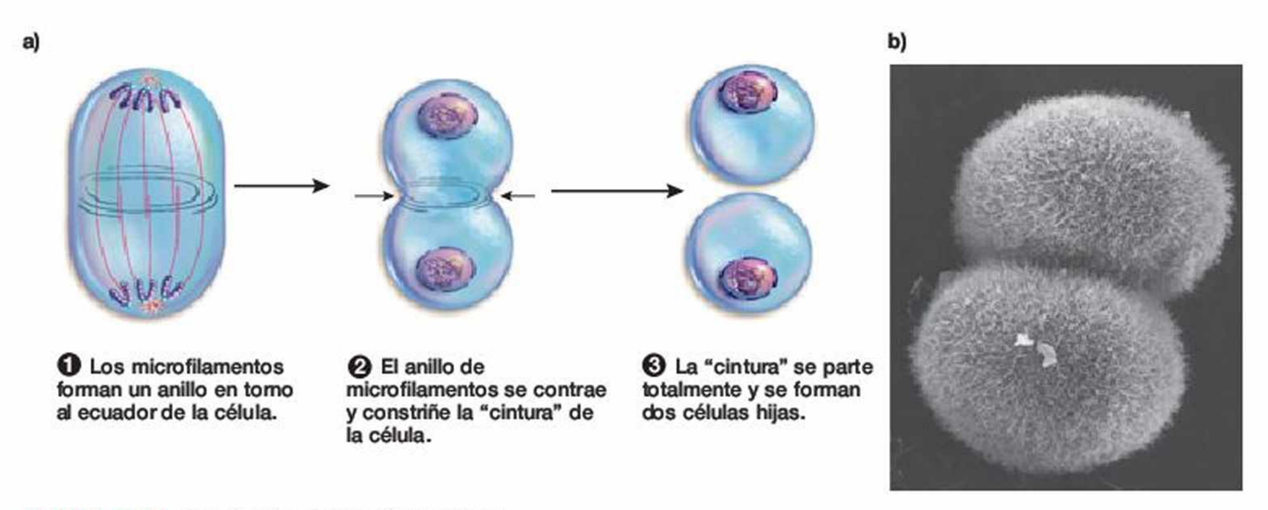


FIGURA 11-11 Citocinesis en una célula animal
a) Un anillo de microfilamentos situado inmediatamente debajo de la membrana plasmática se contrae en torno al ecuador de la célula y divide ésta en dos. *b)* Con microscopio electrónico de barrido se observa que la citocinesis casi ha completado la separación de las dos células hijas.

glutinosos. Cuando se fusiona el número suficiente de vesículas, los bordes de la placa celular se combinan con la membrana plasmática original que rodea la circunferencia de la célula. Los carbohidratos que estaban en las vesículas permanecen entre las membranas plasmáticas como parte de la pared celular.

Después de la citocinesis, la célula eucariótica entra en la fase G_1 de la interfase, con lo cual se completa el ciclo celular (figura 11-10h).

11.4 ¿CÓMO SE CONTROLA EL CICLO CELULAR?

Como sabes, algunas células —como las de la mucosa estomacal— con frecuencia se dividen durante la vida de un organismo. Otras se dividen con más o menos frecuencia, dependiendo de diversas condiciones. Por ejemplo, las células del hígado y de la piel se estimulan para dividirse después de cierto daño, es decir, se reparan y se regeneran. Incluso en un adulto

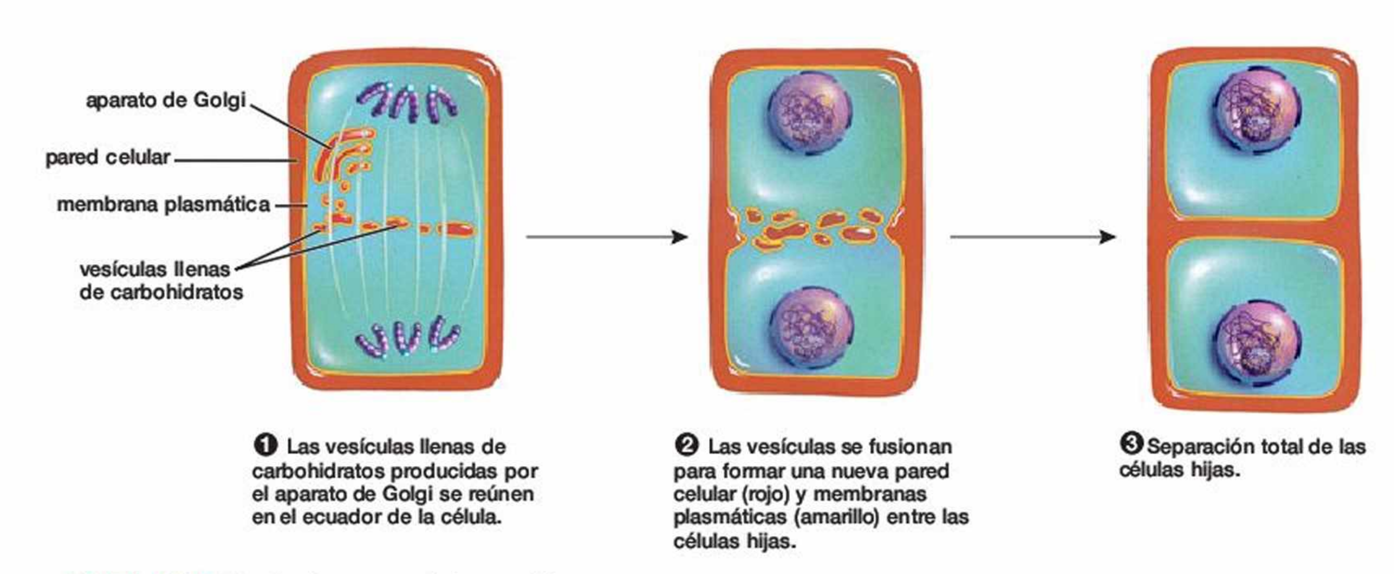


FIGURA 11-12 Citocinesis en una célula vegetal



INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Copias al carbón, la clonación en la naturaleza y en el laboratorio

En general la palabra "clonación" nos trae a la mente imágenes de la oveja Dolly o hasta de la película *Star Wars: Attack of the Clones*; sin embargo, calladamente la naturaleza ha estado clonando desde hace cientos de millones de años. Todos sabemos lo que es la **clonación**: la creación de uno o más organismos individuales (**clones**) que son genéticamente idénticos al individuo ya existente. Ya sea en la naturaleza o en laboratorio, ¿cómo se producen los clones? ¿Por qué la clonación es un tema tan polémico y candente en las noticias? ¿Y por qué incluimos la clonación en un capítulo sobre división celular?

LA CLONACIÓN EN LA NATURALEZA: EL PAPEL DE LA DIVISIÓN CELULAR MITÓTICA

Contestemos primero la última pregunta. Como sabes hay dos tipos de división celular: la mitótica y la meiótica. La reproducción sexual se basa en la división celular meiótica, la producción de gametos y la fertilización y, por lo general, produce descendientes genéticamente únicos; en cambio, la reproducción asexual (véase la figura 11-1) se basa en la división celular mitótica. Como esta última crea células hijas que son genéticamente idénticas a la célula progenitora, los descendientes producto de la reproducción asexual son genéticamente idénticos a sus progenitores (son clones).

CLONACIÓN DE PLANTAS: UNA APLICACIÓN COMÚN EN LA AGRICULTURA

Los seres humanos han participado en el asunto de la clonación mucho antes de lo que podrías imaginarte. Por ejemplo, considera las naranjas Navel que no producen semillas. Sin éstas, ¿cómo se reproducen? Los naranjos de este tipo se difunden cortando una pieza del tallo de un naranjo Navel adulto e injertándolo en la parte superior de la raíz de un naranjo que actúa como semillero, el cual por lo general es de un tipo diferente. (¿Y por qué no se toma uno igual?) Por lo tanto, las células de las partes que dan sus frutos arriba de la tierra de los árboles que resultan son clones del tallo del naranjo Navel original. Aparentemente éste se originó a partir de un solo capullo mutante de un naranjo que se descubrió en Brasil a principios del siglo XIX y se propagó asexualmente desde entonces. Luego, en la década de 1870, tres de esos árboles se llevaron desde Brasil hasta Riverside, California. (¡Uno de ellos aún continúa ahí!). Todos los naranjos estadounidenses de este tipo son clones de aquellos tres árboles.

LA CLONACIÓN DE MAMÍFEROS ADULTOS

La clonación de animales tampoco es un desarrollo reciente. En la década de 1950 John Gurdon y sus colegas insertaron el núcleo de un renacuajo en varios óvulos, y algunas de las células resultantes se convirtieron en renacuajos completos. En la década de 1990 varios laboratorios fueron capaces de clonar mamíferos usando núcleos de embriones; pero no fue sino hasta 1996 que el doctor Ian Wilmut del Instituto Roselin en Edimburgo, Escocia, clonó el primer mamífero adulto, la famosa Dolly (**FIGURA E11-1**).

¿Por qué es importante clonar un animal adulto? En agricultura vale la pena clonar únicamente adultos porque sólo en éstos es posible distinguir las características que se desea propagar (como la alta producción de leche y de carne en las va-

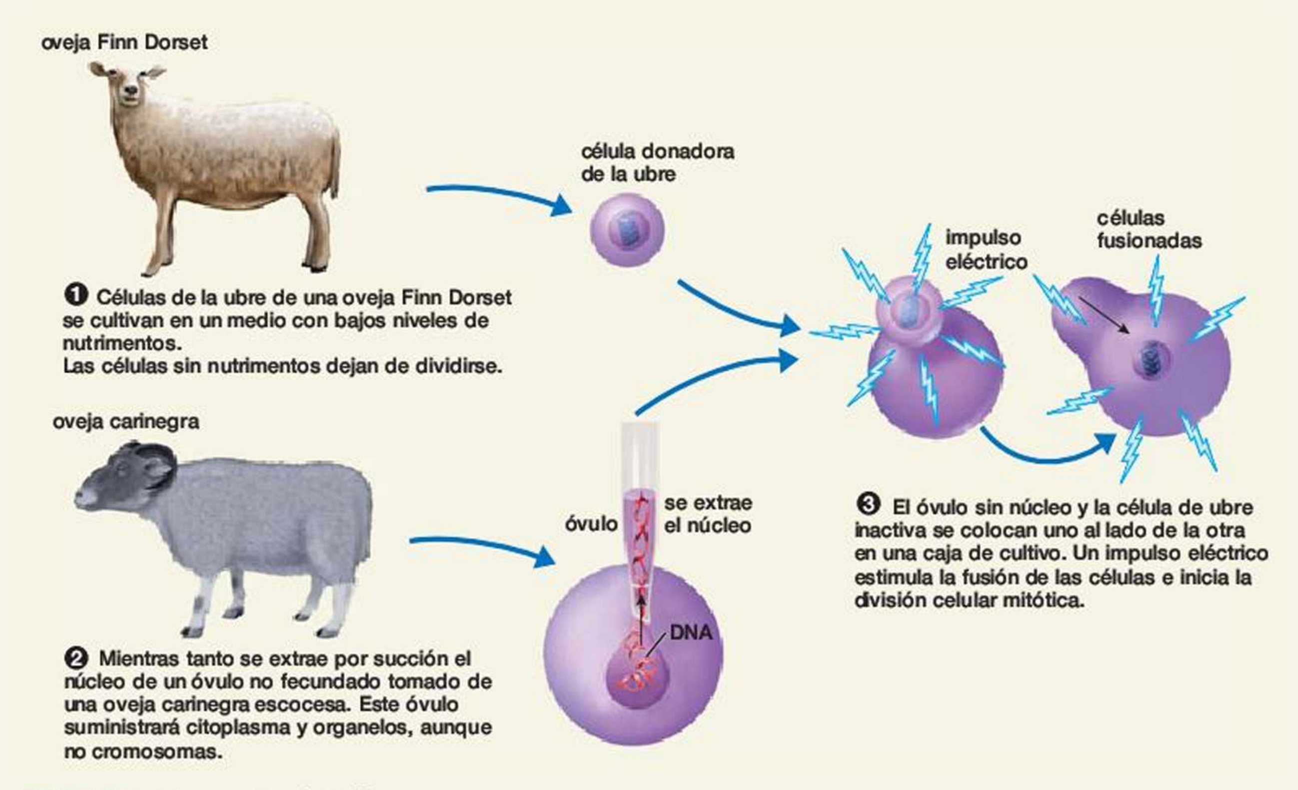


FIGURA E11-1 La creación de Dolly

cas, o la rapidez y resistencia en un caballo). La clonación de un adulto produciría "descendientes" genéticamente idénticos al adulto. Entonces, los rasgos valiosos del adulto que se determinen genéticamente también los tendrían todos sus clones. Por lo general, la clonación de embriones no sería útil, ya que las células embrionarias se habrían originado mediante reproducción sexual ante todo, y normalmente nadie podría afirmar que el embrión tendrá alguno de los rasgos deseables.

En ciertas aplicaciones médicas, además, la clonación de adultos es fundamental. Supón que mediante la ingeniería genética (véase el capítulo 13) una compañía farmacéutica produce una vaca que secreta una molécula valiosa, como un antibiótico, en su leche. Dichas técnicas son sumamente caras y pueden tener éxito o fracasar, de manera que la compañía podría crear exitosamente sólo una vaca redituable. Una vaca como ésta podría ser clonada y crear así un ganado vacuno completo que produzca el antibiótico. Las vacas clonadas que producen más leche o más carne, así como los cerdos diseñados para ser donadores de órganos para seres humanos, ya son una realidad.

La clonación también podría ayudar a rescatar especies seriamente amenazadas por la extinción, muchas de las cuales no se reproducen en los zoológicos. Como señaló Richard Adams de la Universidad de Texas A&M: "Usted podría volver a poblar el mundo [con las especies amenazadas] en cuestión de un par de años. La clonación no es una búsqueda trivial".

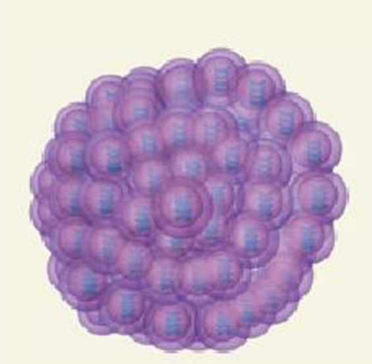
LA CLONACIÓN: UNA TECNOLOGÍA IMPERFECTA

Por desgracia la clonación de mamíferos es poco eficaz y está llena de dificultades. Un óvulo experimenta un trauma severo cuando su núcleo se succiona o se destruye, y se le inserta un núcleo nuevo (véase la figura E11-1). Con frecuencia el óvulo simplemente muere. Las moléculas en el citoplasma que son necesarias para controlar el desarrollo pueden perderse o moverse a los lugares incorrectos, de manera que incluso si el óvulo sobrevive y se divide, quizá no se desarrolle adecuadamente. Si los óvulos se convierten en embriones viables, éstos luego deben implantarse en el útero de una madre sustituta. Durante la gestación muchos clones mueren o son abortados, a menudo con consecuencias severas o aun mortales para la madre sustituta. Incluso si el clon sobrevive a la gestación y nace, podría tener defectos: muchas veces con el corazón, los pulmones o la cabeza deformes. Considerando la alta tasa de fracasos —crear a Dolly requirió 277 intentos—, la clonación de mamíferos es un proceso costoso.

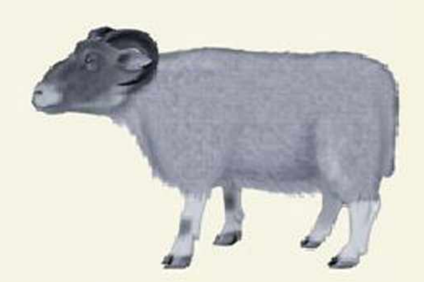
Para hacer las cosas todavía más difíciles, es posible que los clones "exitosos" tengan defectos ocultos. Por ejemplo, Dolly tenía cromosomas "de mediana edad". ¿Recuerdas los telómeros en los extremos de los cromosomas? En cada división celular mitótica, los telómeros quedan un poco más cortos, y parece que las células pueden morir (o al menos no dividirse más) cuando sus telómeros son demasiado cortos. Dolly nació con telómeros cortos, como si tuviera ya más de tres años de edad. Por otro lado, no todos los mamíferos clonados poseen telómeros cortos; las técnicas de clonación adecuadas, junto con el tejido adulto óptimo (las células de la piel parecen ser mejores que las de las glándulas mamarias, de las cuales se clonó Dolly), podrían eliminar los problemas de los telómeros recortados. No obstante, Dolly parece tener además otras dificultades: desarrolló artritis cuando tenía cinco años y medio de edad, y se sacrificó por piedad tras padecer una severa enfermedad pulmonar un año después. Los problemas se le presentaron a una edad relativamente temprana (la vida promedio de un cordero es de 11 a 16 años), aunque nadie sabe si dichos trastornos de la salud ocurrieron porque fue clonada.

EL FUTURO DE LA CLONACIÓN

Una nueva tecnología denominada *transferencia de cromatina* parece reducir la probabilidad de crear clones defectuosos. Muchos investigadores creen que el DNA de las células "viejas" está en una etapa química diferente de la del DNA de un óvulo recién fertilizado. Aunque insertar un núcleo viejo en un óvulo al que se le quitó el núcleo ayuda a rejuvenecer el DNA, no siempre ocurre así. En la transferencia de cromatina, las membranas de las células donadoras quedan "agujereadas". Luego



❹ La célula se divide y forma un embrión que consiste en una esfera hueca de células.



❺ Después la esfera se implanta en el útero de otra oveja carinegra.

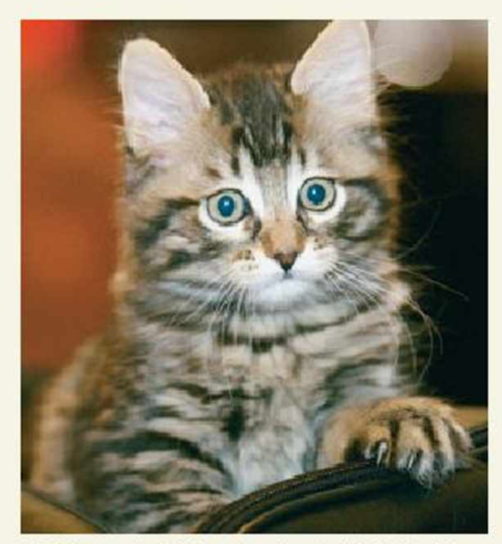


❻ La oveja carinegra da a luz a Dolly, una corderita Finn Dorset que es gemela genética de la oveja Finn Dorset.





a) CC cuando era un gatito en 2001



b) El Pequeño Nicky, el gatito de $50,000 dólares en 2004

FIGURA E11-2 Gatos clonados
a) En 2001 se empleó tecnología "estándar" para crear a CC, el primer gato clonado. Fue el único nacimiento exitoso de 87 embriones clonados. *b)* El primer gato clonado por pedido de un cliente fue el Pequeño Nicky; se utilizó la técnica de transferencia de cromatina, la cual tiene una tasa de éxitos mucho más alta.

las células permeables se incuban con un "extracto mitótico" derivado de la rápida división y, por consiguiente, de células jóvenes. Esto remodela el DNA de las células más viejas y hace que se condense, al igual que ocurre con el DNA durante la profase de la división celular mitótica. Así, la célula rejuvenecida se fusiona con un óvulo sin núcleo, como sucede con procedimientos de clonación tradicionales. Una compañía ingeniosamente llamada Genetic Savings and Clone, la cual clonó al primer gato (CC; FIGURA E11-2a) usando métodos convencionales ahora utiliza transferencia de cromatina, con una tasa de éxitos mucho mayor, para clonar mascotas felinas (FIGURA E11-2b). (En 2005 ¡el precio de clonar tu gato se redujo a la bagatela de $32,000 dólares!)

En la actualidad la tecnología de clonación moderna ha clonado con éxito vacas, gatos, corderos, caballos y muchos otros mamíferos. Conforme el proceso se vuelve más rutinario, surgen también dilemas éticos. Mientras que sólo unos cuantos protestaron por la clonación de naranjas Navel, y otros más rechazaron los antibióticos y otros fármacos provenientes de ganado clonado, hay quienes creen que clonar mascotas es una frivolidad muy costosa, sobre todo si se toma en cuenta que en Estados Unidos cada nueve segundos se sacrifica un perro o un gato no deseado. ¿Y qué hay de la clonación humana? A principios de 2003 había alegatos de que nacieron dos niños clonados (aunque esto nunca se confirmó). Suponiendo que existe la tecnología para clonar seres humanos, ¿sería una buena idea? ¿Qué sucede con la clonación terapéutica, con la cual el DNA de una persona podría utilizarse para crear un embrión clonado, cuyas células jóvenes e indiferenciadas servirían para tratar una enfermedad del donador o para regenerar un órgano, sin temor de que haya rechazo del trasplante? ¿Qué piensas?

otras células nunca se dividen, como en el caso de las cerebrales, las de los músculos cardiaco y esquelético. La división celular está regulada por un arreglo desconcertante de moléculas, de los cuales no todos se han identificado o estudiado. No obstante, varios principios generales son comunes para la mayoría de las células eucarióticas.

Los puntos de control regulan el progreso durante el ciclo celular

En el ciclo celular eucariótico hay tres **puntos de control** principales (FIGURA 11-13). En cada uno, complejos proteicos en la célula determinan si ésta completó de manera exitosa una fase específica del ciclo y regulan la actividad de otras proteínas que llevan a la célula a la siguiente fase:

- G_1 a S: ¿El DNA de la célula es adecuado para la duplicación?
- G_2 a mitosis: ¿El DNA se duplicó completa y exactamente?
- Metafase a anafase: ¿Los cromosomas están alineados correctamente en la placa de la metafase?

La actividad de enzimas específicas impulsa el ciclo celular

El ciclo celular está controlado por una familia de proteínas llamada quinasas dependientes de ciclina o Cdk's por las siglas de *cyclin-dependent kinases*. Dichas proteínas toman su nombre de dos características: La primera es que una quinasa es una enzima que fosforila (agrega un grupo fosfato a) otras proteínas, estimulando o inhibiendo así la actividad de la proteína meta. Y la segunda es que éstas son "dependientes de ciclinas" porque están activas sólo cuando se enlazan con otras proteínas llamadas ciclinas, cuyo nombre indica mucho acerca de tales proteínas: sus múltiples cambios durante el ciclo celular que, de hecho, ayudan a regular el ciclo celular.

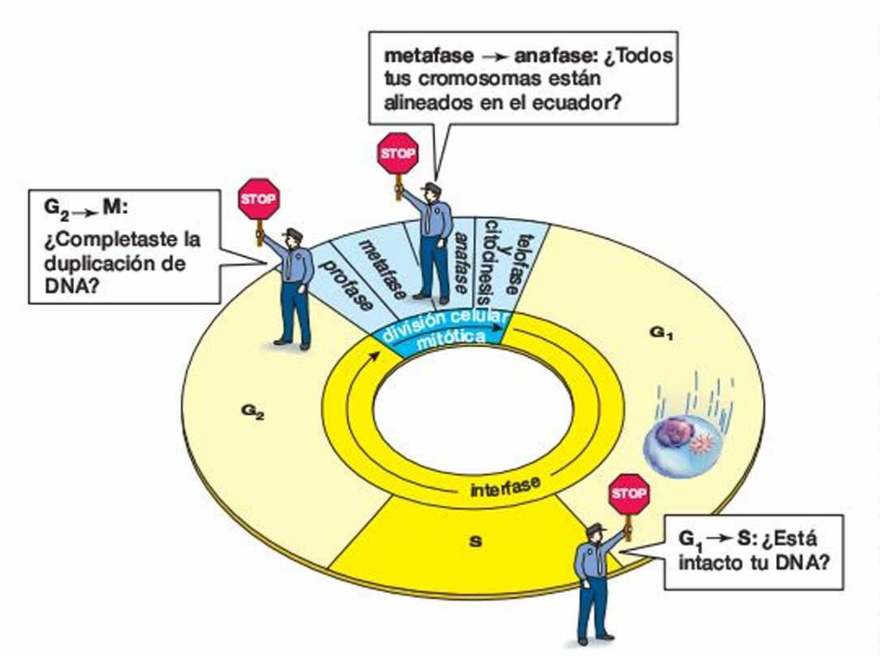


FIGURA 11-13 Control del ciclo celular
Los tres principales "puntos de control" regulan la transición de una célula de una fase a la siguiente durante el ciclo celular: **1.** G_1 a S, **2.** G_2 a mitosis (M) y **3.** metafase a anafase.

El control del ciclo celular normal funciona como se indica en la FIGURA 11-14. En la mayoría de los casos, una célula se dividirá únicamente si recibe señales de moléculas del tipo de hormonas conocidas como *factores de crecimiento*. Por ejemplo, si te cortas en la piel, plaquetas (fragmentos de célula en la sangre que intervienen en la coagulación) se acumulan en el sitio de la herida y liberan los factores de crecimiento, incluyendo el correctamente llamado factor de crecimiento derivado de la plaqueta y el factor de crecimiento epidérmico. Estos factores de crecimiento se unen a receptores en la superficie de las células profundas de la piel, activando así una cascada de interacciones moleculares, en las cuales la actividad de una molécula estimula la actividad de la siguiente, una y otra vez, y termina al final en una progresión durante el ciclo celular. Cuando una célula de la piel en la fase G_1 se estimula mediante tales factores de crecimiento, sintetiza proteínas ciclinas que se unen a Cdk´s específicas y las activan. Después estas Cdk´s estimulan la síntesis y la actividad de las proteínas que se requieren para que ocurra la síntesis de DNA. De esta manera la célula entra a la fase S y duplica su DNA. Luego de que se completa la duplicación de DNA se activan otras Cdk´s y se producen condensación de cromosomas, desintegración de la envoltura nuclear, formación del huso y unión de los cromosomas a los microtúbulos del huso. Por último, incluso otras Cdk´s estimulan el proceso que permite a las cromátidas hermanas separarse en cromosomas individuales y moverse hacia polos opuestos de la célula durante la anafase.

Mecanismos de regulación sobre los puntos de control

Muchas cuestiones pueden salir mal durante el ciclo celular. Por ejemplo, quizás el DNA sufra mutaciones o tal vez la célula no haya acumulado los nutrimentos suficientes. Por lo tanto, hay una variedad de mecanismos que regulan el movimiento a través de los puntos de control.

Punto de control de G_1 a S

Debido a su importancia en la prevención del cáncer, examinaremos el punto de control de G_1 a S con detenimiento (FIGURA 11-15). Una de las proteínas que está regulada mediante fosforilación por Cdk´s-ciclinas se denomina Rb (que significa retinoblastoma porque proteínas Rb defectuosas provocan cáncer de la retina) e inhibe la trascripción de varios genes cuyos productos proteicos son necesarios para la síntesis de DNA. La fosforilación de Rb por parte Cdk´s-ciclinas reduce esta inhi-

factor de crecimiento
El factor de crecimiento se une con un receptor y estimula la síntesis de ciclinas.
receptor del factor de crecimiento
(membrana plasmática)
ciclina
+
quinasa dependiente de ciclina
La ciclina activa la Cdk´s y luego ésta estimula la duplicación de DNA.
(citoplasma)
Las Cdk´s siempre están presentes en la célula.

FIGURA 11-14 El punto de control de G_1 a S
El progreso en los puntos de control del ciclo celular está bajo control de ciclinas y quinasa dependiente de ciclina (Cdk´s). En el punto de control de G_1 a S que se ilustra aquí, los factores de crecimiento estimulan la síntesis de las proteínas ciclinas, las cuales activan a las Cdk´s originando una cascada de sucesos que llevan a la duplicación de DNA.

bición y permite que continúe la duplicación de DNA (figura 11-15a).

Otra proteína, llamada p53 (lo cual simplemente significa "una ***p**roteína* con peso molecular de ***53**,000*"), regula indirectamente la actividad de la Rb (figura 11-15b). En las células saludables hay pocas proteínas p53. No obstante, cuando se daña el DNA (por ejemplo, por la luz ultravioleta de los rayos solares), aumentan los niveles de la p53. Después la proteína p53 estimula la expresión de proteínas que inhiben las Cdk´s-ciclinas. Cuando éstas se inhiben, la Rb no se fosforila, de manera que se interrumpe la síntesis de DNA. La p53 también estimula la síntesis de enzimas reparadoras de DNA. Después de que se repara el DNA, disminuyen los niveles de p53, se activan las Cdk´s-ciclinas, se fosforila la Rb y la célula entra a la fase S. Si no es posible reparar el DNA, la p53 ocasiona una forma especial de muerte celular llamada *apoptosis*, en la cual la célula corta su DNA en fragmentos y efectivamente "se suicida".

¿Recuerdas el toro de músculos enormes del capítulo 9? Al igual que la p53, la miostatina estimula una cadena de interacciones proteicas que bloquean la fosforilación de la Rb, impidiendo así la duplicación del DNA y la división celular. La miostatina defectuosa provoca una activación excesiva de Rb, por lo que las células premusculares se dividen más de lo que harían normalmente y producen ganado con músculos prominentes.

Punto de control de G_2 a mitosis

La proteína p53 también interviene en el control del avance de G_2 a la mitosis. Los crecientes niveles de p53 causados por DNA defectuoso (por ejemplo, pares base mal ajustados como resultado de una duplicación incorrecta) reducen la síntesis y la actividad de una enzima que ayuda a provocar la condensación de cromosomas. De esta manera los cromosomas permanecen extendidos y están accesibles para las enzimas reparadoras de DNA; en tanto que la célula "espera" para entrar a la mitosis hasta que se haya fijado el DNA.

Punto de control de la metafase a la anafase

Aunque los mecanismos no sean totalmente comprensibles, una célula también vigila tanto la unión de los cromosomas al huso, como el hecho de que si durante la metafase los cromosomas están alineados en el ecuador. Incluso si un sólo cromosoma no se une al huso, o si los microtúbulos del huso que unen un cromosoma a los polos opuestos de la célula no jalan con la misma fuerza (lo cual quizá significa que el cromosoma no está en el ecuador), una variedad de proteínas impide la separación de las cromátidas hermanas y, por ende, interrumpen el avance hacia la anafase.

Entonces, la estimulación del factor de crecimiento asegura que una célula se divida sólo cuando debe hacerlo. Los diversos puntos de control garantizan que la célula complete con éxito la síntesis de DNA durante la interfase, y que ocurran los movimientos adecuados de cromosomas durante la división celular mitótica. Desde luego a veces el ciclo celular no transcurre de manera apropiada. Los defectos en la estimulación por parte de los factores de crecimiento o en el funcionamiento de los puntos de control harían que la célula se dividiera sin control y se formara un cáncer. Veremos los mecanismos que alteran el control del ciclo celular en la sección "Guardián de la salud: Cáncer, división celular mitótica descontrolada".

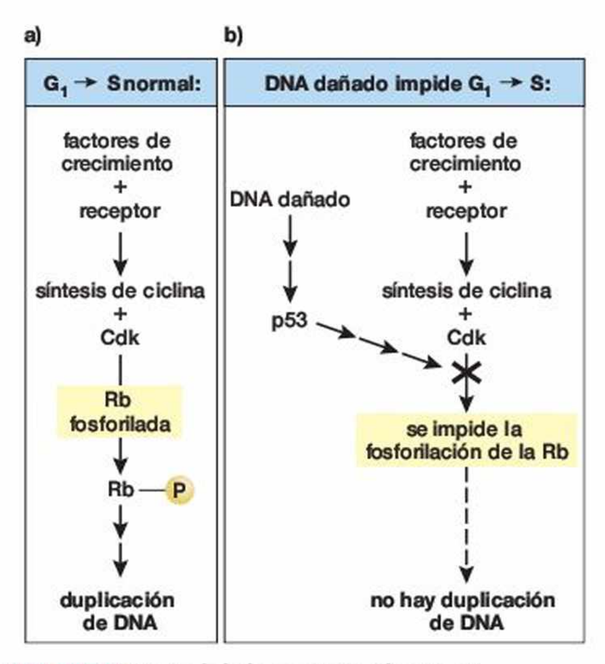


FIGURA 11-15 Control de la transición de G1 a S
a) La proteína Rb inhibe la síntesis de DNA. Al final de la fase G_1 aumentan los niveles de ciclinas, los cuales activan la Cdk´s que, a la vez, agrega un grupo fosfato a la proteína Rb. Por lo que la Rb fosforilada no inhibe más la síntesis de DNA y la célula entra a la fase S. ***b)*** El DNA dañado estimula niveles crecientes de la proteína p53, la cual desencadena una cascada de eventos que inhiben la Cdk´s-ciclinas y así se evita la entrada a la fase S hasta que el DNA se haya reparado.

11.5 ¿POR QUÉ TANTOS ORGANISMOS SE REPRODUCEN SEXUALMENTE?

El organismo más grande que se ha descubierto en el planeta es un hongo, cuyos filamentos subterráneos ramificados cubren 890 hectáreas en la parte oriental del estado de Oregon. Este organismo se formó casi en su totalidad por división celular mitótica. ¡Es evidente que la reproducción asexual por división celular mitótica funciona muy bien! ¿Por qué, entonces, casi todas las formas de vida conocidas, incluso los hongos, han llegado por evolución a formas de reproducción sexual? La mitosis produce únicamente clones, es decir, descendientes genéticamente idénticos. En cambio, la reproducción sexual permite redistribuir los genes entre los individuos para generar descendientes genéticamente únicos. La presencia casi universal de la reproducción sexual es prueba de la enorme ventaja evolutiva que el intercambio de DNA entre individuos confiere a las especies.

Las mutaciones de DNA son la fuente última de la variabilidad genética

Como vimos en el capítulo 10, la fidelidad de la duplicación del DNA y su corrección reduce al mínimo el número de errores, pero ocurren cambios en las secuencias de bases del DNA y se producen mutaciones. Aunque la mayoría de las mutaciones son neutras o perjudiciales, también constituyen la materia prima de la evolución. Las bacterias son diferentes al bisonte y nosotros somos diferentes a nuestros antepasados, debido a diferencias en la secuencias de nucleótidos del

DNA que surgieron originalmente como mutaciones. Las mutaciones se transmiten a la descendencia y se integran a la estructura genética de cada especie. Estas mutaciones forman **alelos**, que son formas distintas de un gen determinado que confieren variabilidad en la estructura o función de los individuos, como, por ejemplo, cabello negro, castaño o rubio en el caso de los seres humanos, o diferentes llamadas de apareamiento en las ranas. Como vimos, la mayoría de los organismos eucarióticos que actualmente existen son diploides, es decir, contienen pares de cromosomas homólogos. Los cromosomas homólogos tienen los mismos genes; pero cada homólogo puede tener los mismos alelos de algunos genes y diferentes alelos de otros genes (**FIGURA 11-16**).

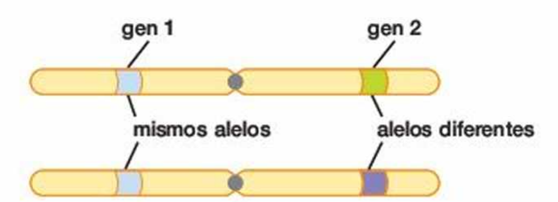


FIGURA 11-16 Cromosomas homólogos pueden tener los alelos iguales (izquierda) o diferentes (derecha) de genes individuales

Examinaremos las consecuencias de tener genes apareados —y más de un alelo por cada gen— en el siguiente capítulo.

La reproducción sexual puede combinar diferentes alelos progenitores en un solo descendiente

Para ilustrar cómo la reproducción sexual fomenta la variabilidad genética, considera un caso familiar: el gato doméstico. Como resultado de generaciones de la cría selectiva por parte de los aficionados a los gatos, se sabe mucho acerca de la genética de éstos. Por ejemplo, el pelo de estos felinos tiene dos longitudes fundamentales, largo y corto, que está controlada por los alelos de un solo gen. Los gatos pueden tener el número común de dedos (cuatro en cada pata) o tener dedos adicionales (una condición llamada polidactilia). El número de dedos también está controlado por dos alelos de un solo gen (uno diferente de aquel que determina la longitud del pelo). Supongamos que tienes gatos de pelo corto con cuatro dedos y gatos de pelo largo con polidactilia; pero que deseas criar gatos de pelo corto con polidactilia. Podrías cruzar cada tipo de gato únicamente con parejas similares; dar tiempo a que ocurra una mutación, ya sea en el gen que determina la longitud del pelo, o en el gen que determina el número de dedos; y esperar a vivir 10,000 años y tener mucha suerte. O bien, podrías cruzar gatos de pelo corto con cuatro dedos con gatos de pelo largo con polidactilia. Después de unas cuantas generaciones, la recombinación sexual producirá algunos gatos de pelo corto con polidactilia.

Desde la perspectiva evolucionista, obtener gatos de pelo corto con polidactilia no sería muy útil; sin embargo, piensa en los múltiples rasgos de los animales salvajes o de las plantas silvestres que resultarían útiles sólo al combinarse. Por ejemplo, la coloración de camuflaje puede ayudar a un animal a evitar a un depredador únicamente si permanece quieto cuando observa que éste se acerca. Tanto los animales camuflados que constantemente saltan de un lado a otro, como los animales de colores brillantes que permanecen quietos cuando aparece un depredador probablemente terminen siendo el almuerzo de éste. Supongamos que una ave que anida en tierra tiene un color de camuflaje mejor que el promedio; en tanto que otra ave de la misma especie tiene un comportamiento de "congelamiento" más eficaz. Al combinar ambas mediante la reproducción sexual produciría descendencia que sería capaz de evitar a los depredadores mejor que sus progenitores. La combinación de características útiles genéticamente determinadas es una razón de que la reproducción sexual esté presenta casi en toda la naturaleza.

¿De qué manera la reproducción sexual combina los rasgos de dos progenitores en un solo descendiente? Las primeras células eucarióticas que aparecieron hace mil o mil quinientos millones de años eran probablemente haploides, con una sola copia de cada cromosoma. Relativamente pronto se dieron dos acontecimientos evolutivos en los organismos eucarióticos unicelulares, que permitieron a éstos redistribuir y recombinar la información genética. En primer lugar, se fusionaron dos células haploides (progenitoras) en una célula diploide con dos copias de cada cromosoma. Esta célula pudo reproducirse por división celular mitótica para producir células hijas diploides. En segundo lugar, esta población de células diploides desarrolló una variante del proceso de división celular llamada división celular meiótica, la cual produce células haploides, cada una con una sola copia de cada cromosoma. En los animales tales células haploides, por lo general, se convierten en gametos. Un espermatozoide haploide de un animal A podría contener los alelos que contribuyen con la coloración de camuflaje; mientras que un óvulo haploide del animal B tendría alelos que favorecieran la inmovilidad cuando se aproxima un depredador. Una combinación de estos gametos produciría un animal con coloración de camuflaje que también se quedara inmóvil con facilidad ante la presencia de un depredador.

11.6 ¿CÓMO LA DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA PRODUCE CÉLULAS HAPLOIDES?

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce núcleos hijos haploides

La clave de la reproducción sexual de las células eucarióticas es la meiosis, que es la producción de núcleos haploides con cromosomas no apareados, a partir de núcleos progenitores diploides con cromosomas apareados. En la división celular meiótica (meiosis seguida de citocinesis), cada célula hija recibe un miembro de cada par de cromosomas homólogos. Por lo tanto, la meiosis ("disminuir" en griego) reduce a la mitad el número de cromosomas en una célula diploide. Por ejemplo, cada célula diploide de nuestro organismo contiene 23 *pares* de cromosomas; la división celular meiótica produce espermatozoides u óvulos con 23 cromosomas, uno de cada tipo.

Puesto que la meiosis evolucionó a partir de la mitosis, muchas de las estructuras y de los eventos de la meiosis son similares o idénticos a los de la mitosis. Sin embargo, la división celular meiótica difiere de la mitótica en un aspecto muy importante: durante la meiosis, la célula experimenta *un* ciclo de duplicación de DNA seguido de *dos* divisiones nucleares. Un

GUARDIÁN DE LA SALUD Cáncer, división celular mitótica descontrolada

La división celular mitótica es esencial para el desarrollo de los organismos multicelulares a partir de óvulos fertilizados, así como para el mantenimiento de rutina de partes del cuerpo como la piel y la mucosa del tracto digestivo. Por desgracia, la división celular no controlada representa una amenaza para la vida: el cáncer. ¿Cómo es que los cánceres escapan del proceso complejo que por lo general regula el ciclo celular? Existen muchos mecanismos, pero casi todos tienen dos características comunes: **1.** mutaciones en el DNA que llevan a **2.** *oncogenes* hiperactivos o *genes supresores de tumores* inactivos (**FIGURA E11-3**).

ONCOGENES

El término *oncogén* literalmente significa "gen que provoca cáncer". ¿Cómo puede un gen provocar cáncer? Cualquier gen cuya actividad tienda a promover la división celular mitótica, así como la producción de los receptores para los factores de crecimiento y algunas ciclinas y quinasas dependientes de ciclina, se denomina protooncogén. Por sí mismos, protooncogenes son inofensivos y, de hecho, son esenciales para tener una división celular adecuadamente controlada. No obstante, una mutación podría convertir un protooncogén en un oncogén. Los receptores mutantes para los factores de crecimiento, por ejemplo, podrían "encenderse" todo el tiempo, independientemente de la presencia o la ausencia de un factor de crecimiento (véase la figura E11-3a). Ciertas mutaciones en los genes de las ciclinas provocan que éstas se sinteticen a una rapidez elevada, sin importar la actividad del factor de crecimiento. En cualquier caso una célula puede saltarse algunos de los puntos de control que, por lo general, están regulados por las concentraciones de ciclinas fluctuantes.

GENES SUPRESORES DE TUMORES

Aunque no los llamamos por ese nombre, ya hemos estudiado dos genes supresores de tumores: el gen que produce la proteína *Rb* y el de la proteína *p53* (véase la sección 11.4). Recuerda que la *Rb* inhibe la síntesis de proteínas que se requiere para la duplicación de DNA, a menos que la proteína *Rb* se fosforile mediante quinasa dependiente de ciclina (Cdk's-ciclinas). Normalmente el DNA dañado incrementa los niveles de *p53*, los cuales de manera indirecta inhiben la actividad de la Cdk's-ciclinas, por lo que la proteína Rb no puede fosforilarse. El resultado es que la célula no duplica el DNA defectuoso. Muchos cancerígenos mutan los genes *p53* y el gen para la proteína *Rb*, de manera que las proteínas no pueden realizar su función (figura E11-3b). El gen para la proteína *p53* mutado es inactivo y, por ende, las Cdk's-ciclinas son hiperactivas, fosforilando así a la Rb y permitiendo la duplicación de DNA. El gen para la proteína *Rb* mutado imita el Rb fosforilado, lo cual permite además la síntesis de DNA no regulada. Con cualquier mutación la duplicación continúa, ya sea que se haya dañado o no el DNA. En cambio, incluso si el DNA permanece intacto, la célula se salta el punto de control de G_1 a S y puede dividirse, con mayor frecuencia, de lo que debería. No sorprende entonces que cerca de la mitad de los cánceres —incluyendo los tumores en seno, pulmón, cerebro, páncreas, vejiga, estómago y colon— tengan mutaciones en el gen para la proteína *p53*. Muchos otros, incluyendo tumores de ojo (retinoblastoma), pulmón, seno y vejiga, tienen el gen para la proteína *Rb* mutado.

DE LA CÉLULA MUTADA AL CÁNCER

En la mayoría de los casos, las enzimas reparadoras de DNA fijan rápidamente una mutación en la célula. Si se requiere un poco más de tiempo, la actividad del gen para la proteína *p53* bloquea la transición de G1 a S o de G2 a la mitosis, hasta que se fija el DNA. Si la mutación es extensa (como una translocación o una inversión) o no puede fijarse, entonces por lo general la actividad del gen para la proteína *p53* es alta y prolongada hace que la célula se mate a sí misma por apoptosis. Sin embargo, ¿qué sucede si el gen para la proteína *p53* también se muta? ¿Ello condena a un ser humano a padecer un cáncer maligno? No necesariamente. Muchas mutaciones provocan que la superficie de una célula "parezca diferente" de las

ciclo de duplicación de DNA produce dos cromátidas en cada cromosoma duplicado. Puesto que las células diploides tienen pares de cromosomas homólogos —con dos cromátidas por cada homólogo—, un solo ciclo de duplicación de DNA crea cuatro cromátidas para cada tipo de cromosoma (**FIGURA 11-17**).

La primera división de la meiosis (llamada *meiosis I*) separa los pares de cromosomas homólogos y envía uno de cada par a cada uno de los dos núcleos hijos, produciendo así dos núcleos haploides. No obstante, cada cromosoma homólogo aún tiene dos cromátidas (**FIGURA 11-18**).

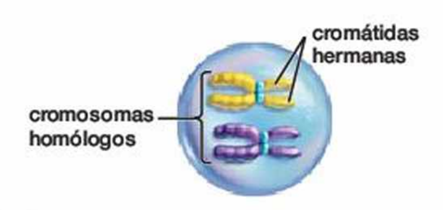


FIGURA 11-17 Ambos miembros de un par de cromosomas homólogos se duplican antes de la meiosis

Una segunda división (llamada *meiosis II*) separa las cromátidas de cada cromosoma homólogo y divide una cromátida en cada uno de los dos núcleos hijos. Por lo tanto, al final de la meiosis hay cuatro núcleos haploides hijos, cada uno con una copia de cada cromosoma homólogo. Como cada núcleo

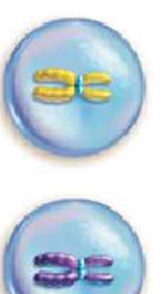


FIGURA 11-18 Durante la meiosis I cada célula hija recibe un miembro de cada par de cromosomas homólogos

células del sistema inmunitario, el cual después mata la célula mutada. No obstante, en ocasiones una célula renegada sobrevive y se reproduce. Como la división celular mitótica transmite fielmente la información genética de una célula a otra, todas las células hijas de la célula cancerosa original se volverán cancerosas.

¿Por qué la ciencia médica, que ha vencido la viruela, el sarampión y muchas enfermedades más, enfrenta tantas dificultades para curar el cáncer? Tanto las células cancerosas como las normales utilizan el mismo mecanismo para la división celular, por lo que los tratamientos que retrasan la multiplicación de células cancerosas también inhiben el mantenimiento adecuado de partes esenciales del cuerpo, como el estómago, los intestinos y los glóbulos. Los tratamientos verdaderamente eficaces y *selectivos* para el cáncer deben enfocarse sólo en las división celular de las células cancerosas. Aunque se han logrado avances en la lucha contra el cáncer aún falta mucho por hacer.

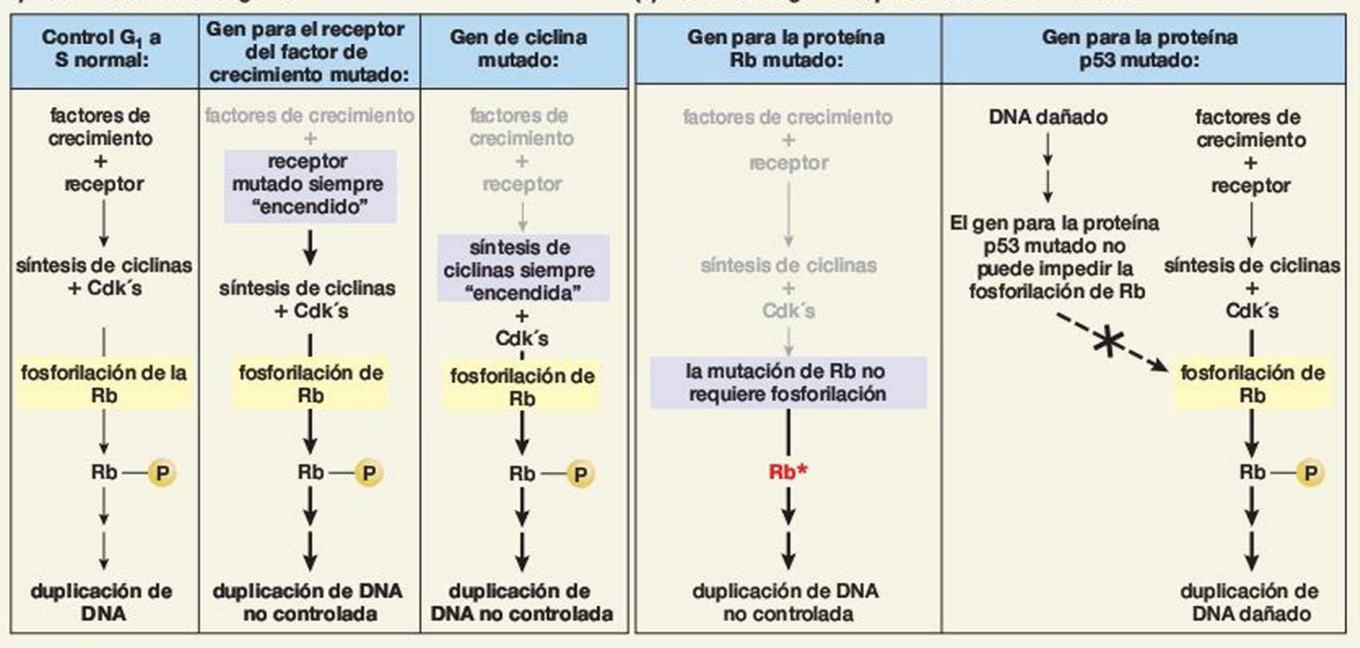


FIGURA E11-3 **Acciones de los oncogenes y de los genes supresores de tumores**

por lo general está dentro de una célula diferente, la división celular meiótica normalmente produce cuatro células haploides a partir de una sola célula progenitora diploide (**FIGURA 11-19**). Estudiaremos las etapas de la meiosis con mayor detalle en los siguientes apartados.

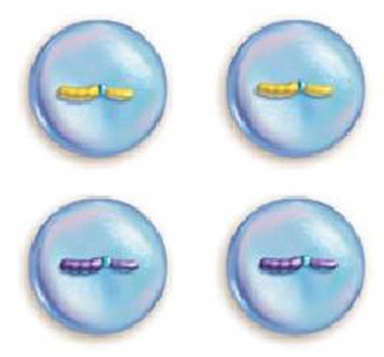


FIGURA 11-19 **Durante la meiosis II cromátidas hermanas se separan en cromosomas independientes.** Cada célula hija recibe uno de estos cromosomas no duplicados independientes.

La división celular meiótica seguida por la fusión de gametos mantiene constante el número de cromosomas de una generación a otra

¿Por qué la división celular meiótica es tan importante para la reproducción sexual? Considera lo que sucedería si los gametos fueran diploides, como el resto de las células del organismo progenitor, con dos copias de cada cromosoma homólogo. La fertilización produciría una célula con cuatro copias de cada homólogo, dándole al descendiente dos veces tantos cromosomas como sus progenitores. Después de unas cuantas generaciones, las células del descendiente tendrían un cantidad enorme de DNA. Por otro lado, cuando un espermatozoide haploide se fusiona con un óvulo haploide, el organismo resultante es diploide, al igual que sus progenitores (**FIGURA 11-20**).

La meiosis I separa los cromosomas homólogos en dos núcleos haploides hijos

Las fases de la meiosis reciben los mismos nombres que las fases aproximadamente equivalentes de la mitosis, seguidas de un I o un II para distinguir las dos divisiones nucleares que se

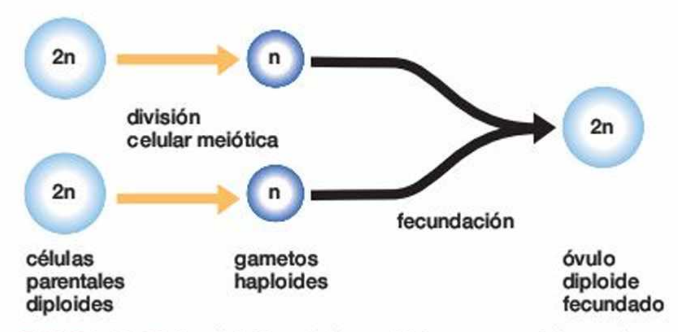
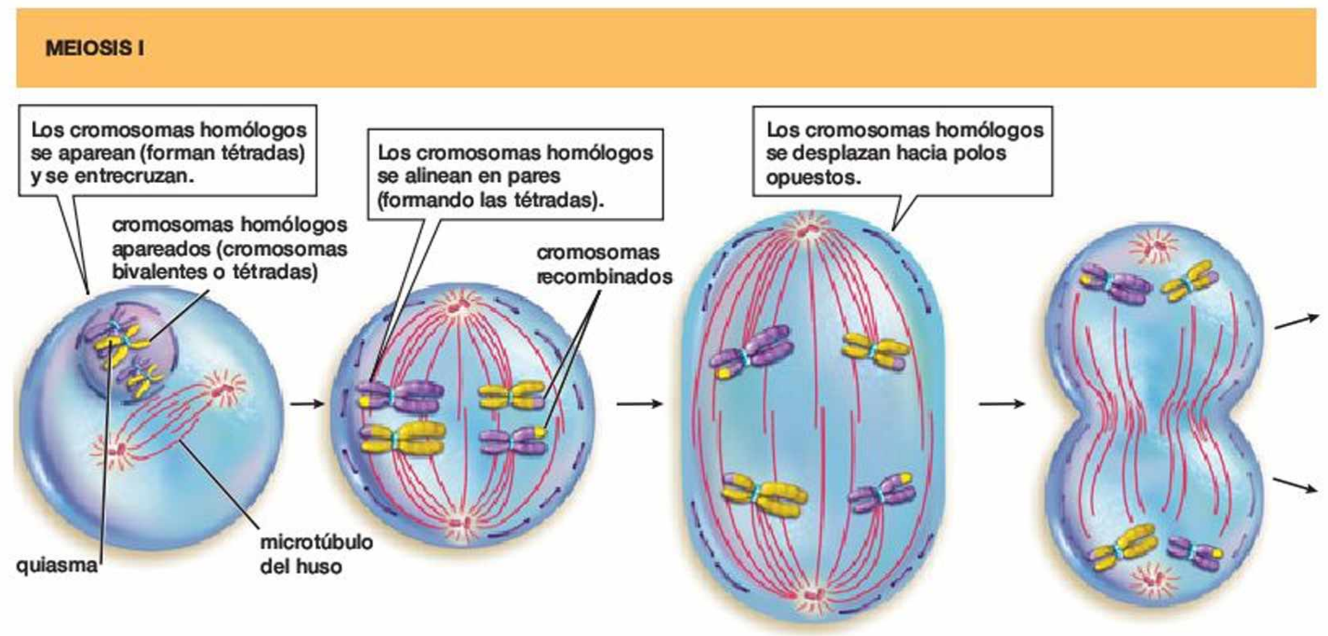


FIGURA 11-20 La división celular meiótica es esencial para la reproducción sexual

llevan a cabo en la meiosis (**FIGURA 11-21**). En las siguientes descripciones, supondremos que las divisiones nucleares van acompañadas de citocinesis. La meiosis inicia con la duplicación del cromosoma. Al igual que en la mitosis, las cromátidas hermanas de cada cromosoma permanecen unidas entre sí por el centrómero.

Durante la profase I, los cromosomas homólogos se aparean e intercambian DNA

Durante la mitosis, los cromosomas homólogos se mueven de manera totalmente independiente entre sí. En cambio, durante la *profase I* de la meiosis los cromosomas homólogos se alinean uno al lado del otro formando lo que se conoce como un cromosoma bivalente o tétrada e intercambian segmentos de DNA (figura 11-21a y **FIGURA 11-22a**). Llamaremos a uno de los homólogos "cromosoma materno", y al otro "cromosoma paterno", ya que uno fue heredado originalmente de la madre del organismo, y el otro del padre del mismo. Durante la profase I algunas proteínas enlazan los homólogos materno y paterno, de tal manera que coincidan exactamente a todo lo largo, de forma parecida a como se cierra una cremallera (**FIGURA 11-22b**). Además, se ensamblan unos complejos enzimáticos en varios puntos a lo largo de los cromosomas apareados (tétradas) (**FIGURA 11-22c**). Las enzimas se abren camino a través de los esqueletos de DNA de los cromosomas y unen de nuevo los extremos cortados del DNA. Por lo regular, se une el DNA materno con el DNA paterno, y viceversa.



a) Profase I. Los cromosomas duplicados se condensan. Los cromosomas homólogos se aparean (formando tétradas), se forman quiasmas para intercambiar segmentos de DNA (información genética) entre las cromátidas de los cromosomas homólogos. La envoltura nuclear se desintegra y se forman los microtúbulos del huso.

b) Metafase I. Los cromosomas homólogos apareados (tétradas) se alinean a lo largo del ecuador de la célula. Un homólogo de cada par "mira" hacia cada uno de los polos de la célula y se fija a los microtúbulos del huso por su cinetocoro (azul).

c) Anafase I. Los cromosomas homólogos se separan y un miembro de cada par se dirige hacia cada uno de los polos de la célula. Las cromátidas hermanas no se separan.

d) Telofase I. Desaparecen los microtúbulos del huso. Se formaron dos conjuntos de cromosomas, cada uno contiene un miembro de cada par de homólogos. Por lo tanto, los núcleos hijos son haploides. por lo común, la citocinesis ocurre en esta etapa. Hay poca o ninguna interfase entre la meiosis I y la meiosis II.

FIGURA 11-21 División celular meiótica en una célula animal
En la división celular meiótica (meiosis y citocinesis), los cromosomas homólogos de una célula diploide se separan y producen cuatro células haploides hijas. Cada célula hija contiene un miembro de cada par de cromosomas homólogos de la célula progenitora. En estos diagramas se muestran dos pares de cromosomas homólogos (dos tétradas), uno grande y uno pequeño. Los cromosomas amarillos provienen de un progenitor (por ejemplo, el padre) y los cromosomas morados son del otro progenitor (por ejemplo, la madre). PREGUNTA: ¿Cuáles serían las consecuencias (para los gametos resultantes), si un par de homólogos no pudiera separarse en la anafase I?

Dicha unión forma cruces, o **quiasmas**, donde los cromosomas materno y paterno se entrelazan (**FIGURA 11-22d**). Por lo general, en las células humanas cada par de homólogos forma de dos a tres quiasmas en la profase I. Finalmente, los complejos enzimáticos se desprenden de los cromosomas y desaparecen las cremalleras de proteína que mantenían los homólogos unidos de manera estrecha. Sin embargo, los homólogos permanecen unidos por medio de los quiasmas (**FIGURA 11-22e**).

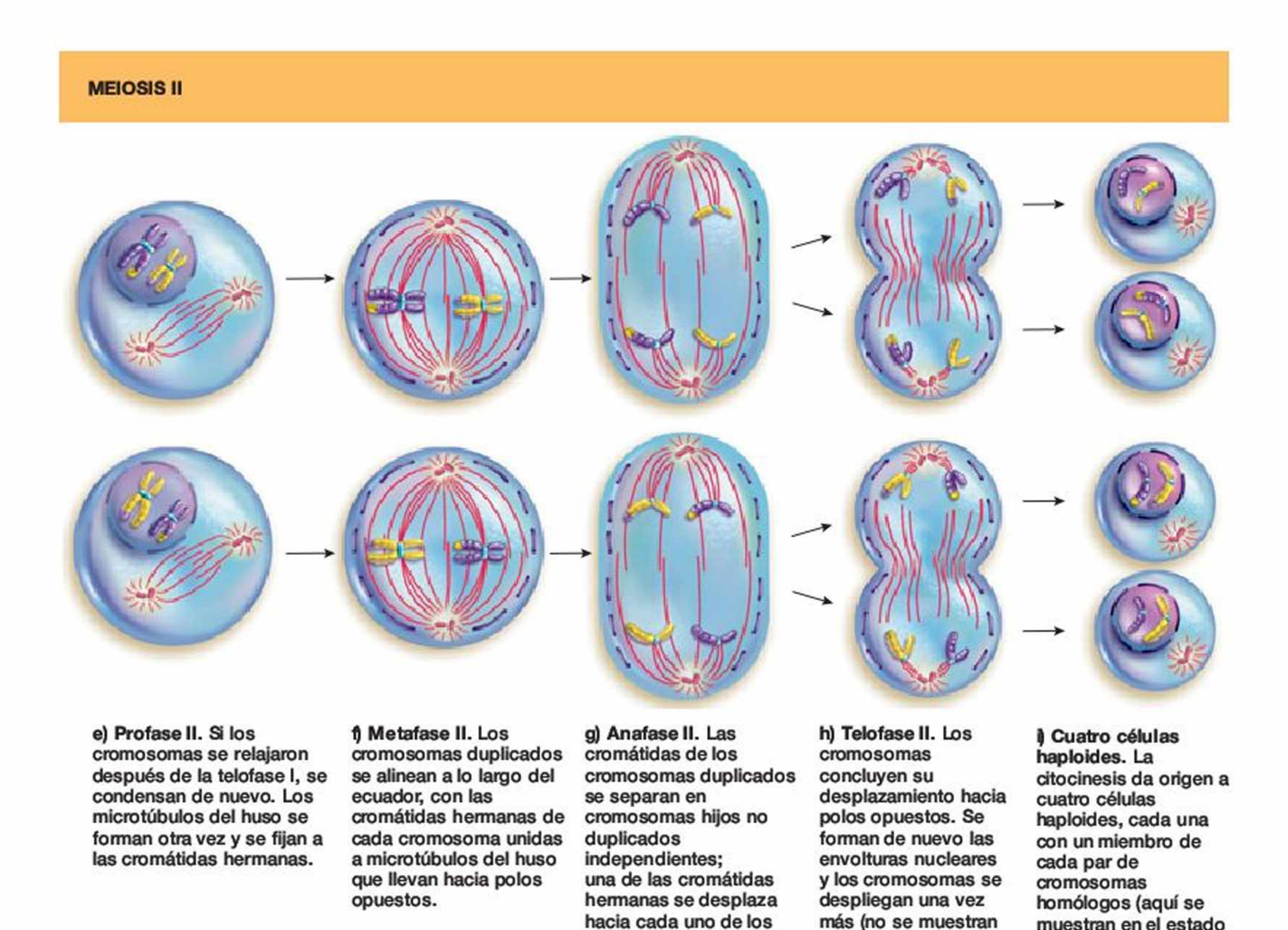
Este intercambio de DNA entre los cromosomas materno y paterno en los quiasmas es un proceso que se conoce como **entrecruzamiento**. Si los cromosomas tienen diferentes alelos, entonces la formación de los quiasmas crea pequeñas diferencias genéticas en ambos cromosomas (véase el capítulo 12). Por lo tanto, el resultado del entrecruzamiento es la **recombinación** genética, es decir, la formación de nuevas combinaciones de alelos en un cromosoma.

Al igual que ocurre en la mitosis, los microtúbulos del huso comienzan a ensamblarse fuera del núcleo durante la profase I. Cerca del final de ésta, se desintegra la envoltura nuclear y los microtúbulos del huso captan los cromosomas fijándose en sus cinetocoros.

Durante la metafase I los cromosomas homólogos apareados se alinean en el ecuador de la célula

Durante la *metafase I*, las interacciones entre los cinetocoros y los microtúbulos del huso desplazan los homólogos apareados al ecuador de la célula (**FIGURA 11-21b**). A diferencia de la mitosis, donde se alinean cromosomas duplicados *individuales* a lo largo del ecuador, durante la metafase I de la meiosis son *pares homólogos de cromosomas duplicados (tétradas)* los que se alinean a lo largo del ecuador.

La clave para entender la meiosis radica en saber cómo se alinean los cromosomas duplicados en la metafase I. Así que, antes de seguir adelante, examinemos con más detenimiento las diferencias entre la fijación de los cromosomas a los microtúbulos del huso en la mitosis, así como la fijación en la meiosis I. En primer lugar, en la mitosis los homólogos se fijan de forma independiente al huso. En la meiosis I los homólogos permanecen asociados entre sí mediante los quiasmas, y se fijan al huso como una unidad que contiene los homólogos materno y paterno. En segundo lugar, en la mitosis el cromosoma duplicado tiene dos cinetocoros en condiciones de fun-



e) Profase II. Si los cromosomas se relajaron después de la telofase I, se condensan de nuevo. Los microtúbulos del huso se forman otra vez y se fijan a las cromátidas hermanas.

f) Metafase II. Los cromosomas duplicados se alinean a lo largo del ecuador, con las cromátidas hermanas de cada cromosoma unidas a microtúbulos del huso que llevan hacia polos opuestos.

g) Anafase II. Las cromátidas de los cromosomas duplicados se separan en cromosomas hijos no duplicados independientes; una de las cromátidas hermanas se desplaza hacia cada uno de los polos.

h) Telofase II. Los cromosomas concluyen su desplazamiento hacia polos opuestos. Se forman de nuevo las envolturas nucleares y los cromosomas se despliegan una vez más (no se muestran aquí).

i) Cuatro células haploides. La citocinesis da origen a cuatro células haploides, cada una con un miembro de cada par de cromosomas homólogos (aquí se muestran en el estado condensado).

FIGURA 11-22 El mecanismo del entrecruzamiento

cromátidas hermanas de un homólogo duplicado

par de cromosomas duplicados homólogos

a) Los cromosomas homólogos duplicados se aparean uno al lado del otro (formando un cromosoma bivalente o tétrada).

cadenas de proteína que unen los cromosomas duplicados

dirección de la formación de la "cremallera"

b) Las cadenas de proteína "cierran" los cromosomas homólogos como una cremallera.

enzimas de recombinación

c) Las enzimas de recombinación se enlazan a los cromosomas unidos.

quiasma

d) Las enzimas de recombinación cortan y separan las cromátidas y vuelven a unir los extremos sueltos. Se forman quiasmas (los sitios del entrecruzamiento) cuando un extremo de la cromátida paterna (amarillo) se une al otro extremo de una cromátida materna (morado).

quiasma

e) Se alejan las cadenas de proteína y las enzimas de recombinación. Los quiasmas se conservan y contribuyen a mantener unidos a los cromosomas homólogos.

cionamiento, uno en cada cromátida hermana. Ambos cinetocoros se fijan a los microtúbulos del huso, de tal forma que cada cromátida hermana está unida a microtúbulos que tiran hacia polos opuestos (**FIGURA 11-23**).

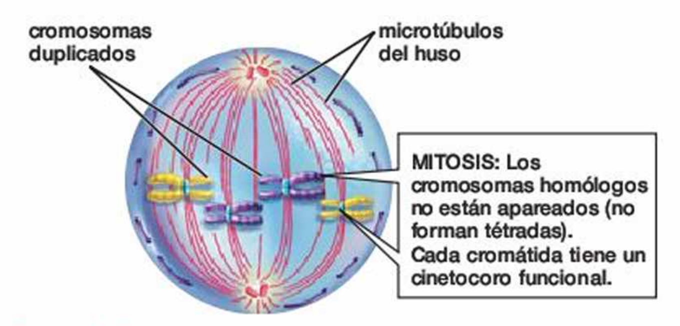


FIGURA 11-23 Cromosoma unido al huso en la mitosis

En la meiosis I el cromosoma duplicado tiene un solo cinetocoro en condiciones de funcionamiento, por lo que ambas cromátidas hermanas se fijan a microtúbulos del huso que tiran hacia el mismo polo. Sin embargo, los cromosomas de un par homólogo se unen a los microtúbulos del huso que tiran de ellos hacia polos opuestos (**FIGURA 11-24**).

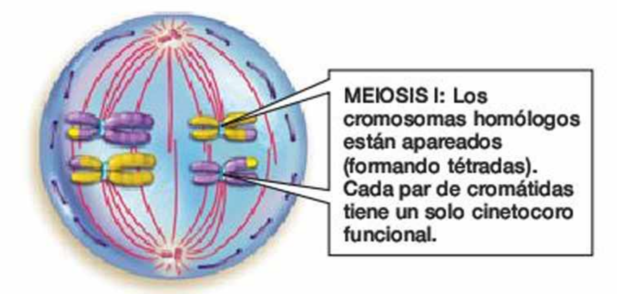


FIGURA 11-24 Cromosoma unido al huso en la meiosis I

Estas diferencias de fijación explican lo que ocurre en la anafase. En la mitosis, las *cromátidas hermanas se separan y* se desplazan hacia polos opuestos; en cambio, en la meiosis I las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado perma-

necen unidas entre sí y se desplazan hacia el mismo polo; sin embargo, los *homólogos se separan* y se desplazan hacia polos opuestos.

En la meiosis I se determina aleatoriamente qué miembro del par de cromosomas homólogos "mira" hacia un polo determinado de la célula. El cromosoma materno puede "mirar" hacia el "norte" en el caso de ciertos pares, y hacia el "sur" en el de los demás. Dicha aleatoriedad (también conocida como *distribución independiente*), aunada a la recombinación genética debida al entrecruzamiento, explican la diversidad genética de las células haploides producidas por meiosis.

Durante la anafase I se separan los cromosomas homólogos

En la *anafase I* los cromosomas homólogos se separan unos de otros y son remolcados por su cinetocoro hacia polos opuestos de la célula (figura 11-21c). Uno de los cromosomas duplicados de un par homólogo (que aún se compone de dos cromátidas hermanas) se desplaza hacia un polo diferente de la célula que se divide. Al final de la anafase I, el grupo de cromosomas que está en cada uno de los polos contiene un miembro de cada par de cromosomas homólogos. Por lo tanto, cada uno de los grupos contiene el número haploide de cromosomas.

Durante la telofase I se forman dos grupos haploides de cromosomas duplicados

En la *telofase I* desaparecen los microtúbulos del huso. Por lo común, la citocinesis se lleva a cabo en esta fase (figura 11-21d) y la envoltura nuclear se reintegra. Casi siempre la telofase I es seguida inmediatamente por la meiosis II, con poca o ninguna intervención de la interfase. Es importante recordar que los cromosomas no se duplican entre la meiosis I y la meiosis II.

La meiosis II separa las cromátidas hermanas en cuatro núcleos hijos

Durante la meiosis II las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado se separan mediante un proceso que es prácticamente idéntico a la mitosis, aunque ocurre en células haploides. Durante la *profase II* se forman de nuevo los microtúbulos del huso (figura 11-21e). Los cromosomas duplicados se fijan individualmente a microtúbulos del huso, tal como lo hicieron en la mitosis. Cada cromátida contiene un cinetocoro en condiciones de funcionamiento, permitiendo así que cada cromátida hermana de un cromosoma duplicado se fije a microtúbulos del huso que se extienden hacia polos opuestos de la célula. Durante la *metafase II*, los cromosomas duplicados se alinean en el ecuador de la célula (figura 11-21f). Durante la *anafase II*, las cromátidas hermanas se separan y son remolcadas hacia polos opuestos (figura 11-21g). Con la *telofase II* y la citocinesis concluye la meiosis II: se forman de nuevo las envolturas nucleares, los cromosomas se relajan y adoptan su estado desplegado, y se divide el citoplasma (figura 11-21h). Por lo común, las dos células hijas producto de la meiosis I sufren la meiosis II, con lo cual se obtiene un total de cuatro células haploides a partir de la célula diploide progenitora original (figura 11-21i).

Ahora que ya hemos estudiado todos los procesos con detenimiento, examina la tabla 11-1 para repasar y comparar las divisiones celulares mitótica y meiótica.

11.7 ¿CUÁNDO OCURREN LA DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA Y MITÓTICA EN EL CICLO DE VIDA DE LOS EUCARIOTAS?

Los ciclos de vida de casi todos los organismos eucarióticos siguen un patrón general en común (**FIGURA 11-25**). Primero, durante el proceso de fertilización dos células haploides se fu-

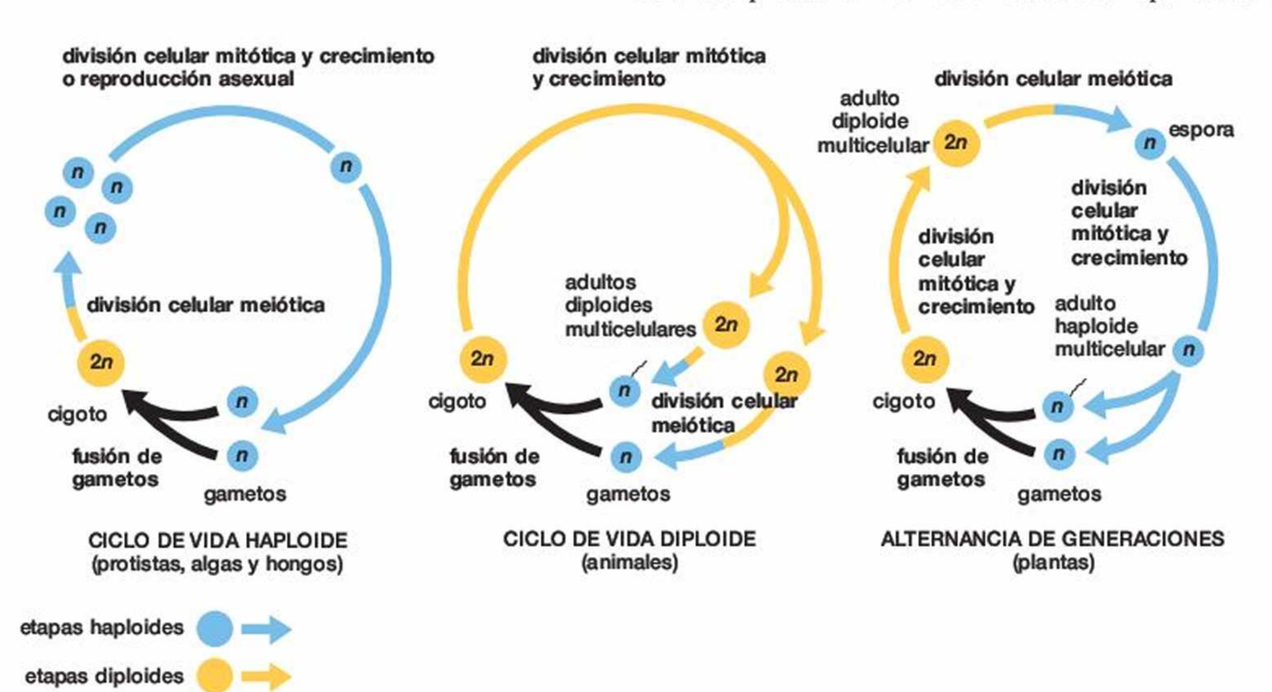


FIGURA 11-25 Los tres tipos principales de ciclos de vida eucarióticos
La longitud de las flechas corresponde aproximadamente a la proporción del ciclo de vida que transcurre en cada etapa.

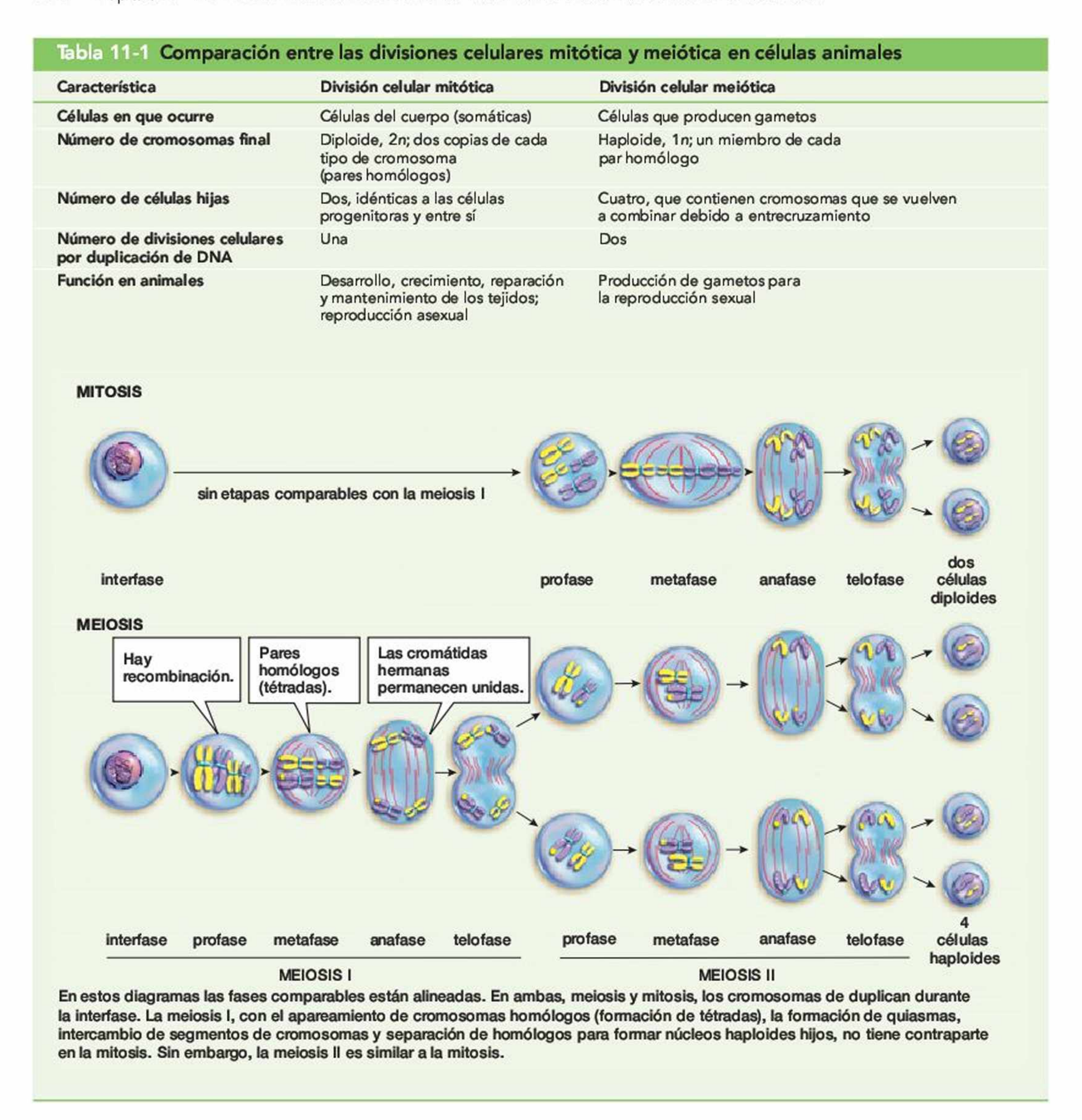


Tabla 11-1 Comparación entre las divisiones celulares mitótica y meiótica en células animales

Característica	División celular mitótica	División celular meiótica
Células en que ocurre	Células del cuerpo (somáticas)	Células que producen gametos
Número de cromosomas final	Diploide, 2*n*; dos copias de cada tipo de cromosoma (pares homólogos)	Haploide, 1*n*; un miembro de cada par homólogo
Número de células hijas	Dos, idénticas a las células progenitoras y entre sí	Cuatro, que contienen cromosomas que se vuelven a combinar debido a entrecruzamiento
Número de divisiones celulares por duplicación de DNA	Una	Dos
Función en animales	Desarrollo, crecimiento, reparación y mantenimiento de los tejidos; reproducción asexual	Producción de gametos para la reproducción sexual

En estos diagramas las fases comparables están alineadas. En ambas, meiosis y mitosis, los cromosomas de duplican durante la interfase. La meiosis I, con el apareamiento de cromosomas homólogos (formación de tétradas), la formación de quiasmas, intercambio de segmentos de cromosomas y separación de homólogos para formar núcleos haploides hijos, no tiene contraparte en la mitosis. Sin embargo, la meiosis II es similar a la mitosis.

sionan, con lo cual juntan los genes de dos organismos progenitores y dotan de nuevas combinaciones de genes a la célula diploide resultante. Segundo, en cierto punto del ciclo de vida ocurre la división celular meiótica y se originan las células haploides. Tercero, en otro punto, la división celular mitótica de células haploides o diploides, o de ambas, da como resultado el crecimiento de cuerpos multicelulares y la reproducción asexual.

Las diferencias aparentemente enormes entre los ciclos de vida de, por ejemplo, helechos y seres humanos, se deben a variaciones en tres aspectos: **1.** el intervalo entre la división celular meiótica y la fusión de las células haploides; **2.** en qué momentos del ciclo de vida ocurren las divisiones celulares mitótica y meiótica; y **3.** las proporciones relativas del ciclo de vida que transcurren en los estados diploides y haploides. Estos aspectos de los ciclos de vida están interrelacionados y es conveniente que clasifiquemos los ciclos de vida según el predominio relativo de las etapas haploide o diploide.

En los ciclos de vida haploides, la mayoría del ciclo consta de células haploides

Algunos eucariotas, como hongos y algas unicelulares, pasan la mayor parte de sus ciclos de vida en el estado haploide, con copias únicas de cada tipo de cromosoma (figura 11-25a y

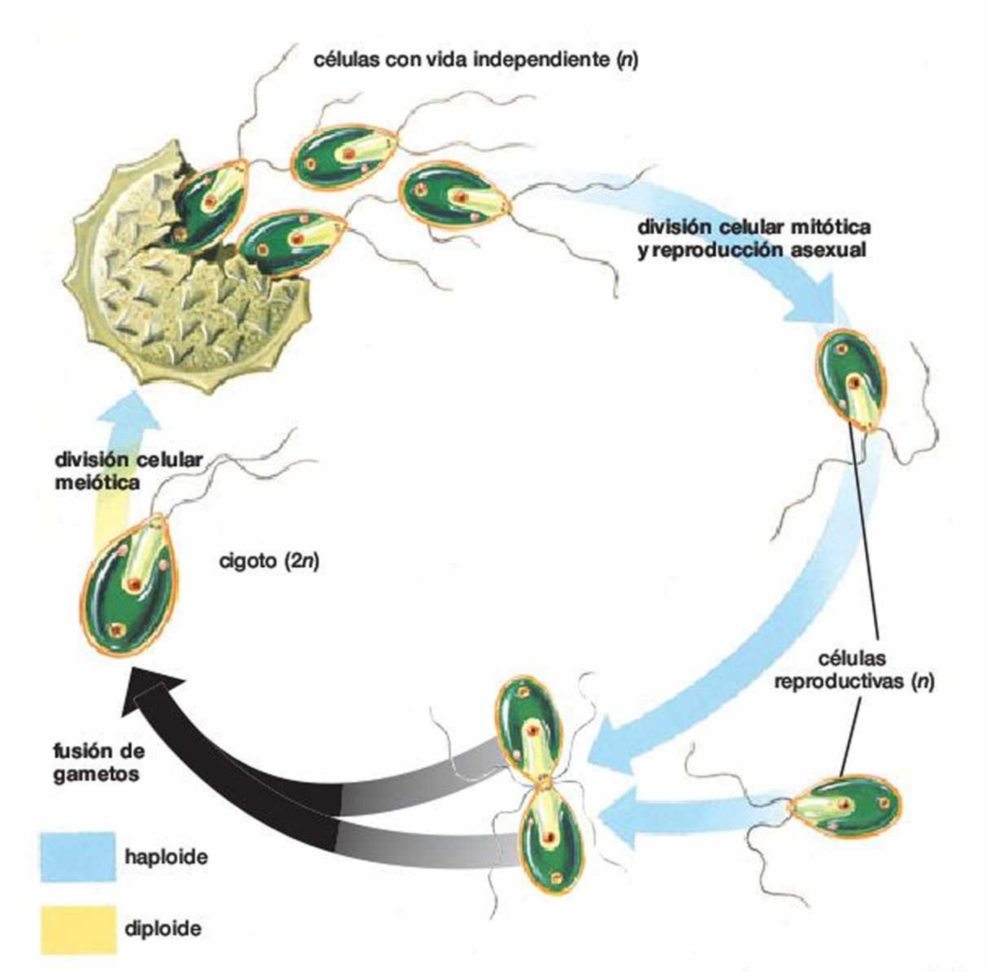


FIGURA 11-26 El ciclo de vida del alga unicelular *Chlamydomonas*
La *Chlamydomonas* se reproduce asexualmente por división celular mitótica de células haploides. Cuando escasean los nutrimentos, las células haploides especializadas (por lo general desde poblaciones genéticamente distintas) se fusionan para formar una célula diploide. Luego la división celular meiótica produce inmediatamente cuatro células haploides, comúnmente con diferentes composiciones genéticas que las demás cadenas progenitoras.

FIGURA 11-26). La reproducción asexual mediante división celular mitótica produce una población de células haploides idénticas. En ciertas condiciones ambientales, se producen células haploides "sexuales" especializadas. Se fusionan dos de tales células haploides sexuales y forman una célula diploide, la cual de inmediato sufre meiosis y vuelve a producir células haploides. En organismos con ciclos de vida haploides, nunca ocurre división celular mitótica en células diploides.

En los ciclos de vida diploides la mayoría del ciclo consiste en células diploides

La mayoría de los animales tienen ciclos de vida que son tan sólo lo contrario del ciclo haploide. Prácticamente el ciclo de vida animal completo transcurre en el estado diploide (figura 11-25 y FIGURA 11-27). Los gametos haploides (espermatozoides en machos y óvulos en las hembras) se forman por división celular meiótica y se fusionan para formar un óvulo fertilizado diploide: el cigoto, cuyo crecimiento y desarrollo hacia un organismo adulto es resultado de la división celular mitótica y de la diferenciación de células diploides.

En la alternancia del ciclo de vida de las generaciones, hay tanto etapas multicelulares haploides como diploides

El ciclo de vida de las plantas se denomina alternancia de generaciones, ya que incluye tanto formas corporales diploides multicelulares como haploides multicelulares. En el patrón común (figura 11-25c y FIGURA 11-28), un cuerpo diploide multicelular produce células haploides, llamadas esporas, por división celular meiótica. Tales esporas después sufren división celular mitótica y diferenciación de las células hijas, para producir una etapa haploide multicelular (la "generación haploi-

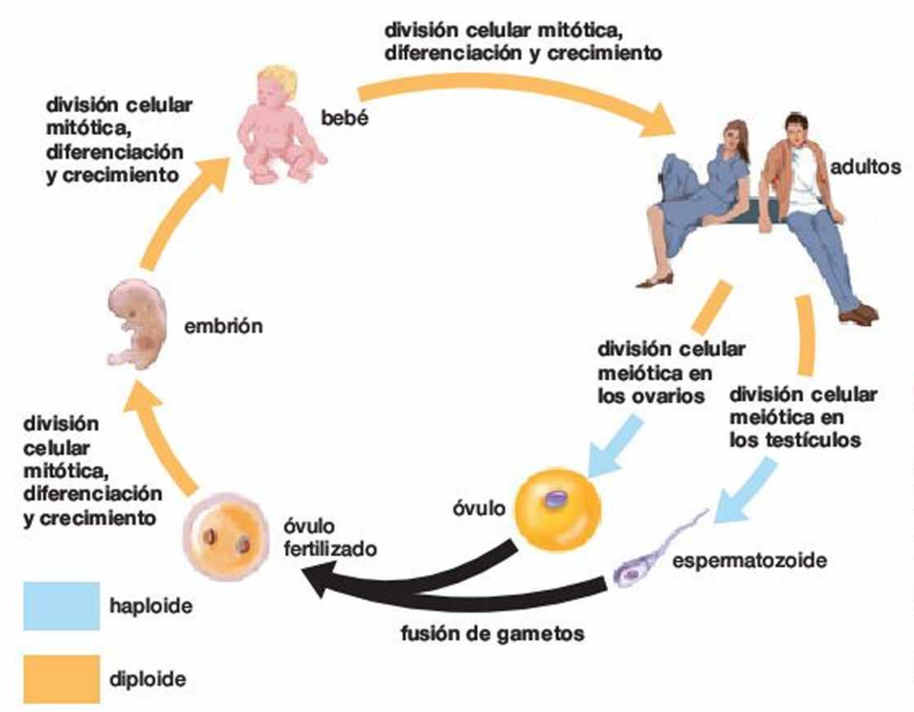


FIGURA 11-27 El ciclo de la vida humana
Mediante la división celular meiótica los dos sexos producen gametos (espermatozoides en los machos y óvulos en las hembras) que se fusionan para formar un cigoto diploide. La división celular mitótica y la diferenciación de las células hijas producen un embrión, un niño y, a final de cuentas, un adulto maduro sexualmente. Las etapas haploides duran únicamente de unas cuantas horas a unos cuantos días; en tanto que las etapas diploides pueden subsistir durante un siglo.

FIGURA 11-28 Alternancia de generaciones en las plantas
En las plantas como este helecho, células especializadas en la etapa multicelular diploide sufren división celular meiótica para producir esporas haploides. Las esporas experimentan división celular mitótica y diferenciación de las células hijas para producir una etapa multicelular haploide. Tiempo después, quizá luego de varias semanas, algunas de estas células haploides se diferencian en espermatozoides y óvulos, los cuales a la vez se fusionan para formar un cigoto diploide. La división celular mitótica y la diferenciación una vez más producen una etapa multicelular diploide.

de”). En algún punto ciertas células se diferencian en gametos haploides. Después se fusionan dos gametos haploides para formar un cigoto diploide. Éste crece mediante división celular mitótica y se convierte en un cuerpo multicelular diploide (la “generación diploide”).

En las plantas “primitivas” como los helechos, tanto las etapas haploide y diploide son plantas con vida independiente. Sin embargo, las plantas fanerógamas han reducido las etapas haploides, y están representadas sólo por el grano de polen y un pequeño grupo de células en el ovario de la flor.

11.8 ¿DE QUÉ FORMA LA MEIOSIS Y LA REPRODUCCIÓN SEXUAL ORIGINAN VARIABILIDAD GENÉTICA?

La redistribución de homólogos crea combinaciones nuevas de cromosomas

La variabilidad genética entre los organismos es indispensable para la supervivencia y la reproducción en un ambiente que cambia y, por consiguiente, para la evolución. Las mutaciones que ocurren al azar a lo largo de millones de años son la fuente última de la variabilidad genética de las poblaciones de organismos que existen en la actualidad. Sin embargo, las mutaciones son acontecimientos que rara vez ocurren. Por ello la variabilidad genética de una generación a la siguiente depende casi siempre de la meiosis y de la reproducción sexual.

¿Cómo crea diversidad genética la meiosis? Uno de los mecanismos es la distribución aleatoria de homólogos maternos y paternos a las células hijas durante la meiosis I. Recuerda que en la metafase I los homólogos apareados (tétradas) se alinean en el ecuador de la célula. En cada par de homólogos, el cromosoma materno “mira” hacia uno de los polos, y el cromosoma paterno, hacia el polo opuesto; sin embargo, cuál de los homólogos “mira” hacia qué polo es un hecho que se determina aleatoriamente.

Consideremos ahora la meiosis en los mosquitos, que tienen tres pares de cromosomas homólogos ($n = 3$, $2n = 6$). Para mayor claridad, representaremos estos cromosomas como grande, mediano y pequeño. Para identificar los homólogos, mostraremos los cromosomas maternos en amarillo, y los cromosomas paternos en morado. En la metafase I, los cromosomas pueden alinearse con arreglo a cuatro configuraciones (**FIGURA 11-29**).



FIGURA 11-29 Posible arreglo de cromosomas en la metafase de la meiosis

Por lo tanto, la anafase I produce ocho conjuntos posibles de cromosomas ($2^3 = 8$), como se muestra en la **FIGURA 11-30**.

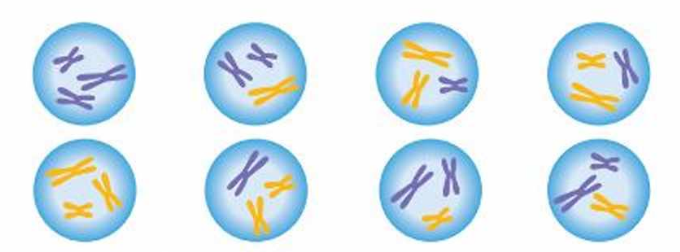


FIGURA 11-30 Posible conjunto de cromosomas luego de la meiosis I

Cuando cada uno de estos grupos de cromosomas sufren la meiosis II producen dos gametos. Por tanto, un solo mosquito, con tres pares de cromosomas homólogos, produce gametos con ocho juegos de cromosomas distintos. Un solo ser humano, con 23 pares de cromosomas homólogos, en teo-

ría puede producir gametos con más de 8 millones (2^{23}) de combinaciones distintas de cromosomas paternos y maternos.

El entrecruzamiento crea cromosomas con combinaciones nuevas de genes

Además de la variación genética producto de la distribución aleatoria de los cromosomas de los progenitores, el entrecruzamiento durante la meiosis produce cromosomas con combinaciones de alelos que difieren de las de cualquiera de los progenitores. De hecho, es posible que estas nuevas combinaciones no hayan existido antes, debido a que los cromosomas homólogos se entrecruzan en puntos nuevos y diferentes en cada división meiótica. En los seres humanos, entonces, aunque uno de 8 millones de gametos debería tener la misma combinación de cromosomas paternos y maternos, en realidad ninguno de tales cromosomas será puramente maternal o paternal. Aun cuando un hombre produce cerca de 100 millones de espermatozoides diariamente, tal vez nunca produzca dos que tengan exactamente las mismas combinaciones de alelos. En esencia, cada óvulo y cada espermatozoide son genéticamente únicos.

La fusión de gametos aporta más variabilidad genética a la descendencia

En la fertilización dos gametos —cada uno quizá con combinaciones únicas de alelos— se fusionan para formar un organismo diploide. Incluso si ignoramos el entrecruzamiento, cada ser humano es capaz de producir aproximadamente 8 millones de gametos diferentes únicamente con base en la separación aleatoria de los homólogos. Por lo tanto, la fusión de gametos de tan sólo dos personas produciría 8 millones × 8 millones, esto es, ¡64 billones de hijos genéticamente diferentes! ¡Son más que el total de la gente que haya existido sobre la faz de la Tierra! Dicho de otra forma, la probabilidad de que tus padres procreen otro hijo que sea genéticamente igual a ti ¡son de aproximadamente 1/8,000,000 × 1/8,000,000, o casi una en 64 billones! Si consideramos la casi infinita variación que surge del entrecruzamiento, diremos con seguridad que (excepto para los gemelos idénticos) nunca ha habido ni jamás habrá alguien más como tú.

11.9 ¿CÓMO SE REPRODUCEN LOS ANIMALES?

Los animales se reproducen de forma sexual o asexual. En la **reproducción sexual** el animal produce gametos haploides mediante meiosis. En un proceso llamado **fecundación**, dos gametos, por lo regular de progenitores distintos, fusionan sus núcleos para dar origen a una célula diploide, que luego se divide por mitosis para producir un individuo diploide. Puesto que el descendiente recibe genes de ambos progenitores, su genoma no es idéntico al de ninguno de ellos. En contraste, en la **reproducción asexual** sólo interviene un animal que produce descendientes mediante una mitosis repetida de células de alguna parte de su cuerpo, de manera que los descendientes son genéticamente idénticos al progenitor.

Como el ser humano y muchos animales se reproducen sexualmente, tendemos a considerar la reproducción sexual como el método normal y el mejor. Sin embargo, aunque la reproducción sexual produce nuevas combinaciones de genes, la reproducción asexual es mucho más eficiente, pues los individuos pueden efectuarla por sí solos. No debe extrañarnos que muchos animales se reproduzcan asexualmente, al menos parte del tiempo.



FIGURA 11-31 Una anémona con muchas yemas

La reproducción asexual no implica la fusión de espermatozoide y óvulo

La gemación produce una versión miniatura del adulto

Muchas esponjas y celentéreos, como la hidra y algunas anémonas de mar, se reproducen por **gemación** (FIGURA 11-31). Una versión miniatura del animal, llamada *yema*, crece directamente en el cuerpo del adulto, del cual obtiene nutrimentos. Una vez que ha crecido lo suficiente, la yema se separa y se vuelve independiente.

La fisión seguida de regeneración puede producir un nuevo individuo

Muchos animales pueden efectuar **regeneración**, es decir, la capacidad de hacer crecer partes del cuerpo que se han perdido. Por ejemplo, las estrellas de mar regeneran un brazo que pierden por un accidente, en tanto que las lagartijas regeneran la cola que perdieron por el ataque de un depredador. La regeneración es parte de la reproducción en las especies que se reproducen por **fisión**. Varias especies de anélidos y platelmintos se reproducen dividiéndose en dos o más fragmentos, cada uno de los cuales regenera un cuerpo completo (FIGURA 11-32). Unas cuantas especies de estrella de mar quebradiza se reproducen de forma similar. Entre los celentéreos (es decir, anémonas, medusas y sus parientes), algunas especies de coral y algunas anémonas pueden dividirse longitudinalmente en mitades y regenerarse para formar dos nuevos individuos.

La reproducción sexual requiere de la unión de un espermatozoide y un óvulo

En vista de la eficiencia obvia de la reproducción asexual, nadie sabe con certeza por qué surgió la reproducción sexual para convertirse en la forma dominante de reproducción. La

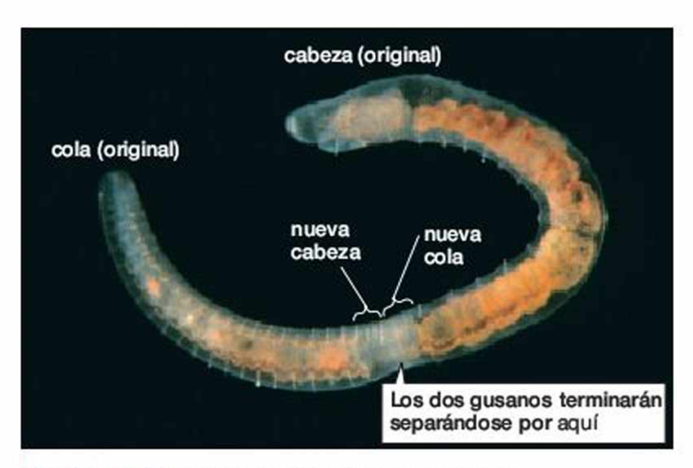


FIGURA 11-32 Fisión seguida de regeneración
Este anélido marino (segmentado) puede reproducirse dividiendo su cuerpo y regenerando cada mitad. **PREGUNTA: ¿Qué tipo de división celular da origen a las células del cuerpo del descendiente?**

reproducción sexual tiene una consecuencia importante: la recombinación genética que tiende a crear genotipos novedosos —y, por consiguiente, nuevos fenotipos— que son una fuente importante de variación sobre la cual puede actuar la selección natural.

En los animales se efectúa reproducción sexual cuando un espermatozoide haploide fecunda a un óvulo haploide para generar un descendiente diploide. En casi todas las especies animales, un individuo es macho o hembra. Los sexos se definen por el tipo de gameto que cada uno produce. Las hembras producen **óvulos**: células grandes, inmóviles, que contienen reservas de alimento. Los machos producen **espermatozoides**, que son pequeños, móviles y casi no tienen citoplasma ni reservas alimenticias.

En algunos animales, como la lombriz de tierra y muchos caracoles, un mismo individuo produce espermatozoides y óvulos. Tales individuos se llaman comúnmente **hermafroditas** (por Hermafrodito, un dios griego cuyo cuerpo se unió con el de una ninfa acuática y produjo un ser mitad hombre y mitad mujer). En casi todas las especies hermafroditas, la reproducción implica un intercambio de espermatozoides entre individuos, como ocurre entre las lombrices de tierra (**FIGURA 11-33**). Sin embargo, en algunas especies hermafroditas, un individuo puede fecundar sus propios óvulos, si no hay una pareja disponible. Estos animales, entre los que destacan la solitaria y muchos caracoles de estanque, son relativamente poco móviles y podrían quedar aislados de otros miembros de su especie. En tales circunstancias, la capacidad de autofecundación, sin duda, es una ventaja.



FIGURA 11-33 Las lombrices de tierra intercambian espermatozoides

En el caso de las especies con dos sexos y de las hermafroditas que no pueden autofecundarse, la reproducción requiere juntar espermatozoides de un individuo con óvulos de otro, para que haya fecundación. La unión de espermatozoides y óvulos se logra de diversas maneras, dependiendo de la movilidad de los animales y de si se reproducen en el agua o sobre la tierra.

11.10 ¿CÓMO FUNCIONA EL APARATO REPRODUCTOR HUMANO?

Los seres humanos, al igual que otros mamíferos, tienen sexos separados, copulan y se reproducen por fecundación interna. Las **gónadas** de los mamíferos son órganos en pares que producen células sexuales: espermatozoides y óvulos. Aunque casi todas las especies de mamíferos se reproducen únicamente durante ciertas épocas del año y, por lo tanto, sólo producen espermatozoides y óvulos en ese momento, la reproducción humana no está restringida a ciertas temporadas. Los hombres producen espermatozoides de forma más o menos continua y las mujeres *ovulan* (liberan un óvulo maduro) aproximadamente una vez al mes.

La capacidad para reproducirse se inicia en la pubertad

La maduración sexual tiene lugar en la **pubertad**, una etapa de desarrollo caracterizada por el rápido crecimiento y la aparición de caracteres sexuales secundarios en ambos sexos. Aunque la pubertad comienza por lo general a partir de los 13 años, en ocasiones se inicia a una edad tan temprana como los 8 años o tan avanzada como los 15 años. Durante la pubertad, la maduración del cerebro en ambos sexos hace que el hipotálamo aumente la producción de la **hormona liberadora de gonadotropinas** (GnRH), la cual estimula a la hipófisis anterior para que produzca **hormona luteinizante (LH)** y la **hormona estimuladora de folículos (FSH)**. Estas hormonas estimulan a los testículos para que produzcan más hormona sexual masculina, la **testosterona**, y a los ovarios para que produzcan más hormona sexual femenina, el **estrógeno**. En respuesta al aumento de testosterona, los hombres desarrollan caracteres sexuales secundarios: el **pene** (que deposita los espermatozoides en la vagina) y los *testículos* crecen; aparece el vello en el pubis y las axilas, así como en el rostro; la laringe se aumenta de tamaño (lo que hace la voz más grave); además, aumenta el desarrollo muscular. En respuesta al aumento de estrógeno (y otras hormonas que surgen en la pubertad), en las mujeres crecen las mamas, aparece vello en el pubis y las axilas, y aparece la menstruación. También ocurren cambios en el cerebro, todo lo cual hace que ésta sea una etapa interesante tanto para los adolescentes como para sus padres.

Los espermatozoides se producen en los testículos

Los testículos, que producen tanto espermatozoides como hormonas sexuales masculinas, se encuentran en el **escroto**, una bolsa que cuelga en el exterior de la cavidad principal del cuerpo. Esta ubicación mantiene a los testículos a una temperatura aproximadamente 1 a 2°C más baja que el centro del cuerpo, lo cual es óptimo para el desarrollo de los espermatozoides. Casi todo el volumen de los testículos está lleno de

Tabla 11-1 El tracto reproductor masculino

Estructura	Función
Testículos (gónadas masculinas)	Producen espermatozoides y testosterona
Epidídimo y conducto deferente (conductos)	Almacenan espermatozoides; conducen espermatozoides de los testículos al pene
Uretra (conducto)	Lleva el semen del conducto deferente y la orina de la vejiga urinaria a la punta del pene
Pene	Deposita espermatozoides en el tracto reproductor femenino
Vesículas seminales (glándulas)	Secretan líquido que forma el semen
Próstata (glándula)	Secreta líquido que forma el semen
Glándulas bulbouretrales	Secretan líquido que forma el semen

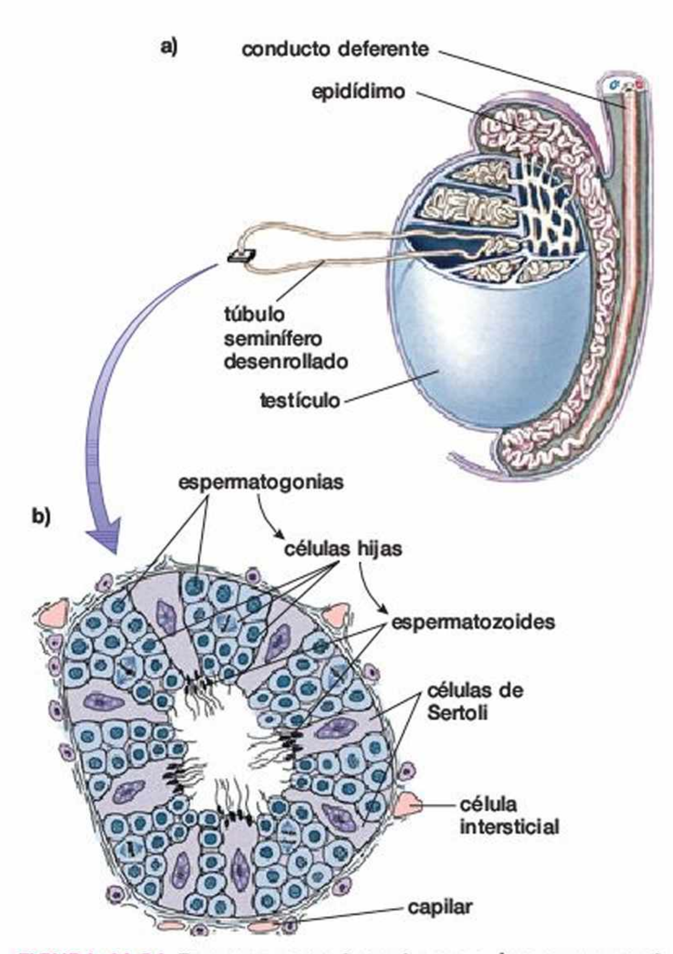


FIGURA 11-34 Estructuras que intervienen en la espermatogénesis
a) Corte del testículo que muestra la ubicación de los túbulos seminíferos, el epidídimo y el conducto deferente. **b)** Corte transversal de un túbulo seminífero. Las paredes de los túbulos están recubiertas de células de Sertoli y espermatogonias que experimentan meiosis. Los espermatozoides maduros se liberan hacia la cavidad central. Las células intersticiales producen testosterona.

túbulos seminíferos enrollados y huecos, que es donde se producen los espermatozoides (**FIGURA 11-34a**). En los espacios entre los túbulos hay **células intersticiales**, que sintetizan la hormona masculina testosterona (**FIGURA 11-34b**).

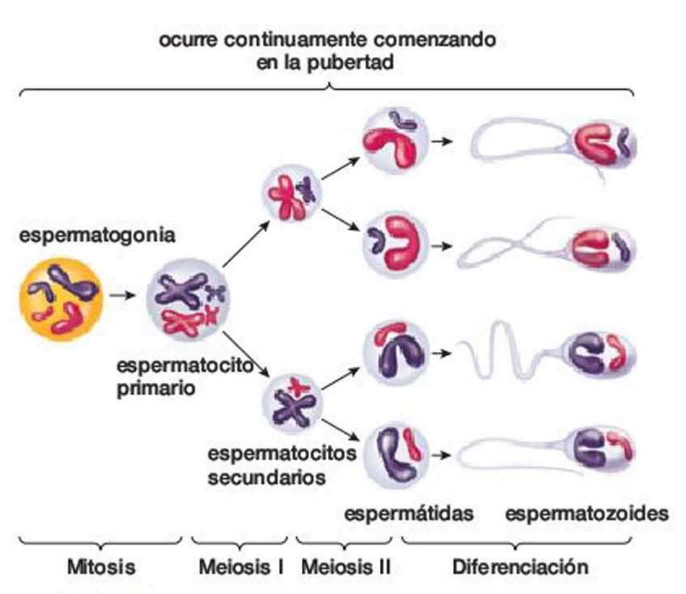


FIGURA 11-35 Los espermatozoides se producen por meiosis
Las espermatogonias crecen y se diferencian para producir espermatocitos, los cuales experimentan meiosis y luego diferenciación para producir espermatozoides haploides. Aunque por claridad sólo se muestran cuatro cromosomas, en el ser humano el número diploide es 46 y el número haploide 23.

En el interior de cada túbulo seminífero, junto a la pared, están las **espermatogonias**, las células diploides de las cuales surgirán los espermatozoides, y las *células de Sertoli*, mucho más grandes (figura 11-34b). Las espermatogonias se dividen por mitosis, lo que garantiza un abasto constante de ellos y forma células que experimentan **espermatogénesis** para producir espermatozoides haploides (**FIGURA 11-35**).

La espermatogénesis inicia con el crecimiento y diferenciación de espermatogonias para formar **espermatocitos primarios**, que son células diploides grandes. Luego, los espermatocitos primarios sufren meiosis (proceso descrito antes). Al término de la meiosis I, cada espermatocito primario da origen a dos **espermatocitos secundarios** haploides. Cada espermatocito secundario se divide otra vez, durante la meiosis II, para producir dos **espermátidas**, de manera que se obtienen cuatro espermátidas por cada espermatocito primario. Las espermátidas sufren reordenaciones radicales de sus componentes celulares al diferenciarse para convertirse en espermatozoides.

Las espermatogonias, los espermatocitos y las espermátidas están envueltos en pliegues de las **células de Sertoli**, las cuales regulan el proceso de espermatogénesis y nutren a los espermatozoides en desarrollo. Durante la espermatogénesis, los espermatozoides en desarrollo migran hacia la cavidad central del túbulo seminífero, del que salen como espermatozoides maduros (véase la figura 11-34b).

Un espermatozoide humano (**FIGURA 11-36**) es distinto de todas las demás células del cuerpo. Casi todo el citoplasma desaparece para dejar un núcleo haploide que casi llena toda la *cabeza* de la célula espermática. Encima del núcleo hay un lisosoma especializado llamado **acrosoma**. El acrosoma contiene enzimas que se necesitarán para disolver las capas protectoras que rodean al óvulo, de manera que el espermatozoide pueda entrar y fecundarlo. Detrás de la cabeza está el *segmento intermedio*, lleno de mitocondrias. Estos organelos

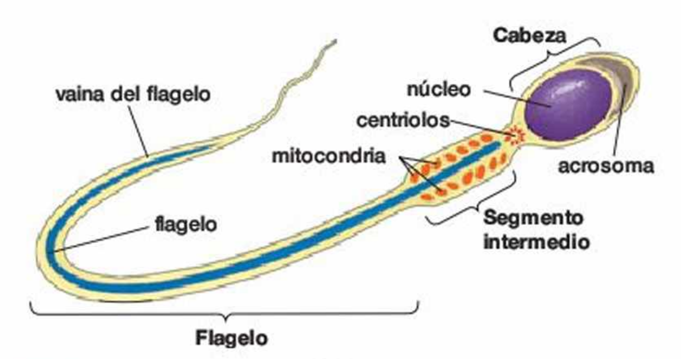


FIGURA 11-36 Espermatozoide humano
Un espermatozoide maduro es una célula equipada únicamente con lo esencial: un núcleo haploide, el acrosoma (que contiene enzimas para digerir las barreras que rodean al óvulo), mitocondrias para producir energía y un flagelo largo para la locomoción.

proporcionan la energía necesaria para mover el *flagelo*. Las sacudidas de la cola, que en realidad es un flagelo largo, impulsan al espermatozoide por el tracto reproductor femenino.

Los óvulos se producen en los ovarios

La **ovogénesis**, que es la formación de óvulos, inicia durante el desarrollo fetal con la formación de células precursoras de óvulos llamadas **ovogonias**. Hacia el final del tercer mes de desarrollo del feto, las ovogonias se han dividido por mitosis y han crecido para convertirse en **ovocitos primarios**. Al continuar el desarrollo del feto, se inicia la meiosis en todos los ovocitos primarios, pero se detiene en la profase de la meiosis I. En el momento de nacer, la mujer ya cuenta con un abasto de ovocitos primarios suficiente para toda la vida. Los ovarios contienen inicialmente cerca de dos millones de ovocitos primarios, de los cuales muchos mueren, de forma que al llegar a la pubertad sólo quedan cerca de 400,000. Esa cantidad es más que suficiente, pues sólo unos cuantos ovocitos reanudan la meiosis durante cada mes del periodo reproductivo de la mujer, a partir de la pubertad, que se presenta alrededor de los 13 años, hasta la *menopausia*, alrededor de los 50.

Alrededor de cada ovocito hay una capa de células mucho más pequeñas que nutren a la célula en desarrollo y además secretan hormonas sexuales femeninas. Juntos, el ovocito y estas células accesorias constituyen un **folículo** (**FIGURA 11-37b**). Durante el ciclo menstrual, hormonas de la hipófisis estimulan el desarrollo de una docena o más de folículos, aunque normalmente sólo uno de ellos madura totalmente. El ovocito primario completa su primera división meiótica (que se detuvo durante el desarrollo) y produce un solo **ovocito secundario** y un **cuerpo polar**, que es un juego desechado de cromosomas (**FIGURA 11-38**). Mientras tanto, las células accesorias del

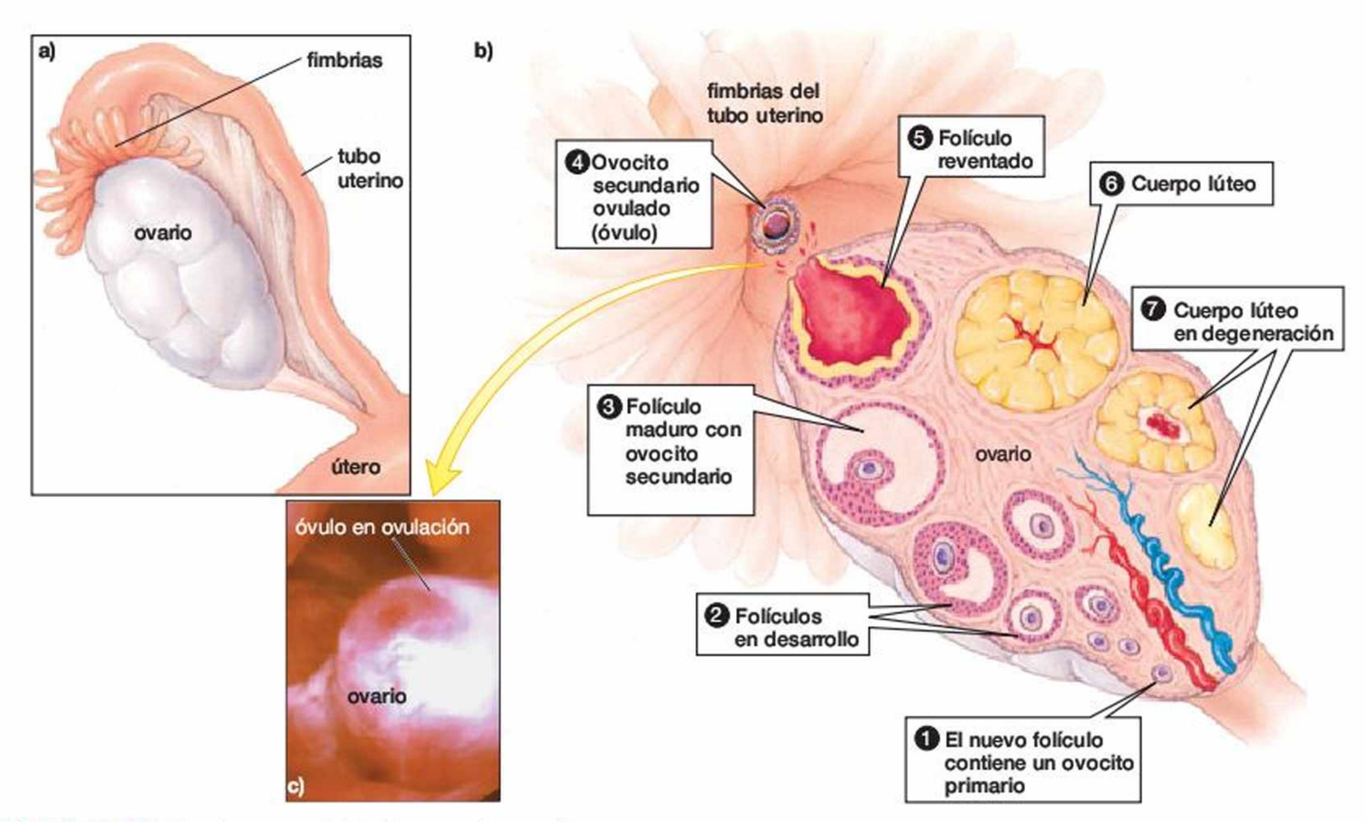


FIGURA 11-37 Estructuras que intervienen en la ovogénesis
a) Vista externa del ovario y el tubo uterino. **b)** Desarrollo de folículos en un ovario, representado en una secuencia temporal (según el giro de las manecillas del reloj, partiendo del extremo inferior derecho). ① Un ovocito primario comienza a desarrollarse dentro de un folículo. ②, ③ El folículo crece, suministrando tanto hormonas como nutrimentos al ovocito en crecimiento. ④ Durante la ovulación, el óvulo irrumpe a través de la pared del ovario, rodeado por algunas células del folículo. ⑤, ⑥, ⑦ Las células del folículo restantes se convierten en el cuerpo lúteo, que secreta hormonas. Si no hay fecundación, el cuerpo lúteo se desintegra después de unos cuantos días. **c)** Dentro del ovario, un folículo libera un óvulo.

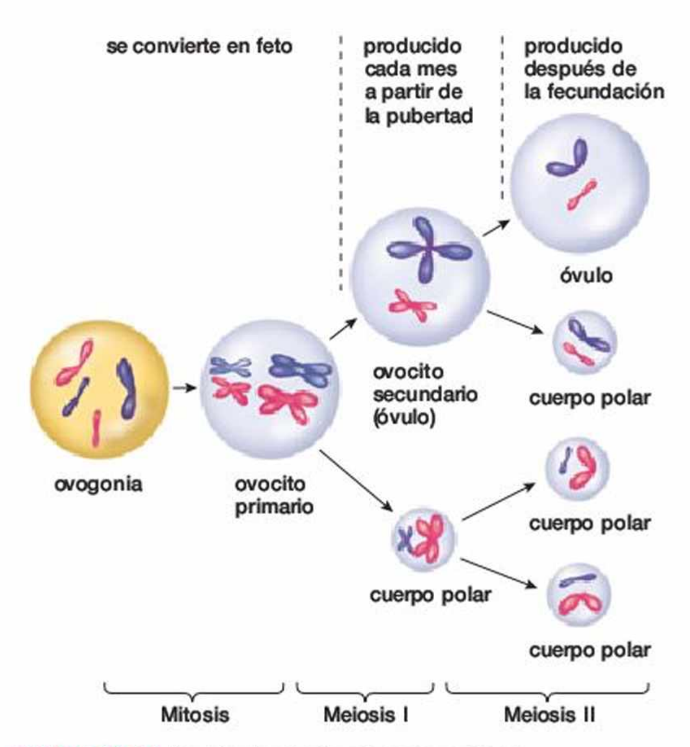


FIGURA 11-38 Los óvulos se forman por meiosis
La ovogonia experimenta mitosis y crece para formar el ovocito primario. En la meiosis I, casi todo el citoplasma está incluido en el ovocito secundario, dejando un pequeño cuerpo polar que contiene cromosomas, pero poco citoplasma. Durante la meiosis II, casi todo el citoplasma del ovocito secundario queda incluido en el óvulo, y un segundo cuerpo polar pequeño desecha los otros cromosomas "sobrantes". El primer cuerpo polar también podría sufrir la segunda división meiótica. En el ser humano, la meiosis II sólo se efectúa cuando un espermatozoide penetra en el óvulo.

folículo se multiplican y secretan **estrógeno**. Al madurar el folículo, crece y finalmente irrumpe de la superficie del ovario para liberar el ovocito secundario en un proceso denominado *ovulación* (FIGURA 11-37c). Luego, el ovocito secundario viaja por el tubo que sale del ovario, llamado **tubo uterino** (que también se conoce como *oviducto* o *trompa de Falopio*). Por conveniencia, nos referiremos al ovocito secundario ovulado como el *óvulo*. Si el óvulo es fecundado, esto por lo general ocurre en el tubo uterino.

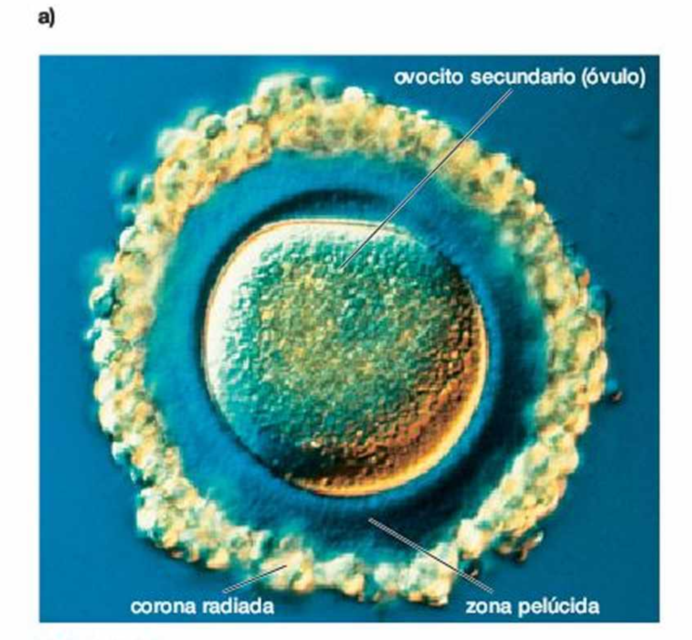
Algunas de las células del folículo acompañan al óvulo, pero casi todas permanecen en el ovario. Estas células crecen y se vuelven glandulares para formar el **cuerpo lúteo** (véase la FIGURA 11-37b), el cual secreta tanto estrógeno como una segunda hormona, **progesterona**. Si no hay fecundación, el cuerpo lúteo se desintegra unos cuantos días después.

Un hombre produce continuamente grandes cantidades de espermatozoides. En contraste, la mujer no produce gametos maduros (es decir, no ovula) si su útero no está debidamente preparado para recibir y nutrir al óvulo fecundado.

Las estructuras accesorias incluyen los tubos uterinos, el útero y la vagina

Cada ovario está alojado en el extremo abierto del tubo uterino (véase la FIGURA 11-37a), el cual tiene una orla de "dedos" ciliados llamados *fimbrias* que casi rodean al ovario. Los cilios crean una corriente que impulsa al nuevo óvulo hacia el tubo uterino, adonde los espermatozoides llegan luego de que ocurre la cópula. La fecundación por lo regular se efectúa dentro del tubo uterino. El **cigoto**, como se denomina al óvulo fecundado, baja por el tubo uterino impulsado por cilios batientes y llega al **útero** (también llamado *matriz*). Ahí se desarrollará durante nueve meses.

a)



b)

FIGURA 11-39 El ovocito secundario y la fecundación
a) Ovocito secundario humano poco después de la ovulación. Los espermatozoides deben abrirse camino por digestión a través de la corona radiada y la zona pelúcida para llegar al ovocito. **b)** Espermatozoides rodean al ovocito, atacando sus barreras defensivas. **PREGUNTA: ¿Por qué el ovocito está tan bien protegido por las barreras circundantes?**

Durante la fecundación, los núcleos del espermatozoide y del óvulo se unen

Tanto los espermatozoides como los óvulos viven apenas unos días, así que la fecundación puede efectuarse sólo si la cópula ocurre dentro del plazo comprendido entre dos días antes y dos días después de la ovulación. Cuando el óvulo sale del ovario, está rodeado por células del folículo. Estas células, que ahora reciben el nombre de **corona radiada**, y una capa interna gelatinosa, la **zona pelúcida** (que significa "área clara"), forman una barrera entre los espermatozoides y el óvulo (**FIGURA 11-39a**). Investigaciones recientes apoyan la hipótesis de que el óvulo humano libera un atrayente químico que incita a los espermatozoides a acercarse.

En el tubo uterino, cientos de espermatozoides llegan al óvulo, rodean a la corona radiada y liberan enzimas de su acrosoma (**FIGURA 11-39b**). Estas enzimas debilitan tanto la corona radiada como la zona pelúcida y permiten que penetre el espermatozoide, impulsado por las contorsiones de su flagelo, hasta el óvulo. Si no hay suficientes espermatozoides, la cantidad de enzimas liberadas no será suficiente y ninguno de los espermatozoides llegará al óvulo. Ésta podría ser la razón por la que la selección natural ha propiciado que se eyaculen tantos espermatozoides. Quizá uno de cada 100,000 llegará al tubo uterino y, de los que lo logran, uno de cada 20 encontrará al óvulo, de manera que sólo unos cuantos centenares de los 300 millones de espermatozoides que se eyacularon participarán en el ataque contra las barreras que rodean al óvulo.

Cuando el primer espermatozoide por fin entra en contacto con la superficie del óvulo, las membranas plasmáticas del óvulo y el espermatozoide se fusionan y la cabeza de este último se introduce en el citoplasma de aquél. Al entrar el espermatozoide, inicia dos cambios vitales en el óvulo: primero, vesículas cercanas a la superficie del óvulo liberan en la zona pelúcida sustancias que la refuerzan e impiden que otros espermatozoides ingresen en el óvulo; segundo, el óvulo sufre una segunda división meiótica y por fin produce un gameto haploide. La fecundación se lleva a cabo cuando los núcleos haploides del espermatozoide y el óvulo se fusionan para formar un núcleo diploide, el cual contiene todos los genes de un nuevo ser humano.

11.11 ¿CÓMO PROCEDE EL DESARROLLO ANIMAL?

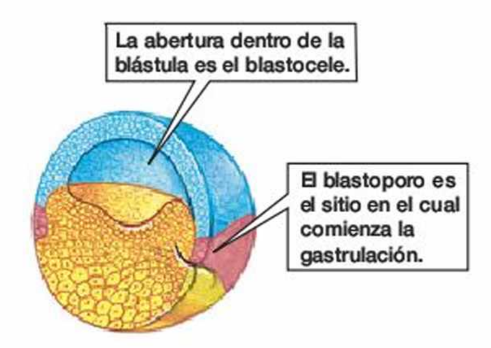
La transformación a partir del óvulo fecundado —una sola célula— a un embrión multicelular diferenciado se realiza de una forma suave y continua mediante un maravilloso proceso. El desarrollo real es continuo y fluido; las etapas descritas son sólo "fotografías instantáneas" con fines ilustrativos. Las etapas iniciales son *segmentación, gastrulación, organogénesis* y *crecimiento,* y tienen lugar durante la vida del embrión, en la cual se forman casi todos los órganos. Después del nacimiento, si el animal sobrevive, continúa creciendo, alcanza la madurez sexual, se reproduce, envejece y finalmente muere. Aquí, examinaremos las etapas del desarrollo del embrión.

Con la segmentación del cigoto se inicia el desarrollo

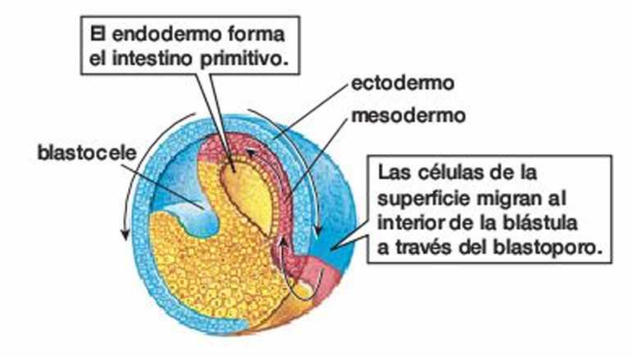
La formación de un embrión se inicia con la **segmentación**, una serie de divisiones mitóticas de la célula grande del huevo fecundado o *cigoto*. No hay crecimiento entre las divisiones mitóticas, así que al progresar la segmentación, el citoplasma disponible en el cigoto grande se divide en células aun más pequeñas. Finalmente, se forma una esfera sólida de células pequeñas, la **mórula**. A medida que prosigue la segmentación, se abre una cavidad dentro de la mórula y sus células se transforman en la cubierta externa de una estructura hueca llamada **blástula**. El espacio dentro de la blástula se denomina *blastocele* (**FIGURA 11-40a**).



a) La blástula antes de la gastrulación. Todavía no se forman los tres tipos de tejido embrionario. Los colores indican el destino de las células después de iniciada la diferenciación en la gástrula.



b) Las células migran al inicio de la gastrulación. Las células que inmigran forman las capas de endodermo y mesodermo de la gástrula; las células que permanecen en la superficie forman el ectodermo.



c) Diferenciación del mesodermo.

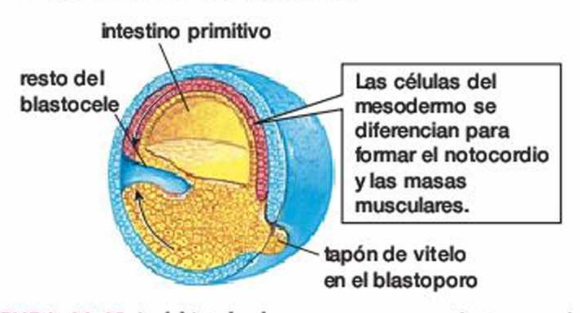


FIGURA 11-40 La blástula de una rana se convierte en gástrula

Los detalles de la segmentación difieren según las especies. El patrón se determina primordialmente por la cantidad de vitelo presente, porque éste obstruye la *citocinesis* (división del citoplasma). Los huevos del erizo de mar que casi no contienen vitelo se dividen de forma simétrica, pero los huevos con gran cantidad de vitelo, como los de gallina, no se dividen en toda su extensión. No obstante, siempre se produce una blástula hueca; en los reptiles y las aves, está aplanada en la parte superior del vitelo.

La gastrulación forma tres capas de tejidos

En el siguiente paso del desarrollo, se forma una invaginación, llamada **blastoporo**, a un lado de la blástula. Las células de la blástula migran hacia dentro a través del blastoporo, como si tomáramos una pelota grande casi desinflada y la presionáramos con el dedo (**FIGURA 11-40b**). Estas células forman tres capas de tejido embrionario. La migración de las células y la diferenciación que produce un embrión de tres capas se llama **gastrulación**, y el embrión resultante se conoce como **gástrula** (tabla 11-2). Las células de la invaginación, cada vez más profunda, se convertirán en el tracto digestivo y los órganos asociados; por ahora constituyen el **endodermo** (del griego, "piel interior"). Las células que permanecen en el exterior, que formarán la epidermis y el sistema nervioso, constituyen el **ectodermo** ("piel exterior"). Mientras tanto, algunas células migran entre el endodermo y el ectodermo, formando una tercera capa final, el **mesodermo** ("piel intermedia"). El mesodermo da origen a los músculos, el esqueleto (incluido el **notocordio**, un cilindro firme de sostén que se encuentra en cierta etapa de todos los cordados) y el sistema circulatorio (**FIGURA 11-40c**).

Las estructuras adultas se desarrollan durante la organogénesis

Gradualmente, el ectodermo, mesodermo y endodermo se reordenan para formar los órganos característicos de la especie animal por medio de un proceso llamado **organogénesis** (véase la tabla 11-2). En algunos casos, las estructuras adultas son "esculpidas" por el exceso de células muertas producidas durante el desarrollo embrionario. Algunas células están programadas para morir en momentos precisos durante el desarrollo; la muerte de las células está controlada al menos por dos mecanismos que funcionan en diferentes tejidos. Algunas células mueren durante el desarrollo a menos que reciban una "señal de supervivencia". Los vertebrados embrionarios, por ejemplo, tienen muchas más neuronas motrices para los músculos esqueléticos en su médula espinal que los animales adultos. Estas neuronas sobreviven sólo si logran formar sinapsis con las células del músculo esquelético; las neuronas adicionales mueren.

Tabla 11-2 Derivación de tejidos adultos a partir de capas celulares embrionarias

Capa embrionaria	Tejido adulto
Ectodermo	Epidermis de la piel, cabello, revestimiento de la boca y nariz, glándulas de la piel, sistema nervioso
Mesodermo	Dermis de la piel, músculos, esqueleto, sistema circulatorio, gónadas, riñones, capas externas de los tractos digestivo y respiratorio
Endodermo	Revestimiento de los tractos digestivo y respiratorio, hígado, páncreas



FIGURA 11-41 Una rana toro pierde su cola

En otros casos, se forman estructuras de embrión y luego desaparecen porque reciben una "señal de muerte" en alguna etapa del desarrollo. Por ejemplo, todos los vertebrados pasan por etapas embrionarias en las cuales tienen cola y membranas entre los dedos de las manos y los pies. En el ser humano, estas etapas pueden verse claramente en los embriones de seis semanas. Dos semanas después, las células de las membranas mueren para revelar dedos separados, mientras que la cola sufre una regresión conforme sus células mueren. En las ranas, la cola se pierde durante la metamorfosis de la larva o renacuajo. En este caso, la hormona tiroidea, que desencadena la metamorfosis, también estimula a las células de la cola para que produzcan enzimas, las cuales terminan por digerirla por completo (**FIGURA 11-41**).

11.12 ¿CÓMO SE CONTROLA EL DESARROLLO?

Piensa por un momento en el milagro biológico que transformó una sola célula —un cigoto— en el individuo que eres. Los biólogos emplean términos prosaicos para describir esta increíble serie de sucesos. **Desarrollo** es el proceso por medio del cual un organismo pasa de óvulo fecundado a adulto. **Diferenciación** es la especialización de las células embrionarias que las convierte en diferentes tipos de células, como musculares, cerebrales, entre muchas otras. ¿Cómo se diferencian las células unas de otras durante el desarrollo? Sabemos que el cigoto contiene todos los genes necesarios para dirigir la construcción del organismo entero. ¿Se pierde alguno de estos genes durante la diferenciación celular?

Cada célula contiene todos los planos genéticos del organismo

A principios de la década de 1950, los embriólogos norteamericanos Thomas King y Robert Briggs comenzaron a realizar experimentos que posteriormente continuaría el embriólogo británico John Gurdon. Trasplantaron el núcleo de una célula diferenciada tomada del intestino de un renacuajo a un óvulo de rana no fecundado, cuyo núcleo se había extirpado (**FIGURA 11-42**). El núcleo intestinal dirigió el desarrollo del óvulo que daría por resultado renacuajo normal, una hazaña que hubiera resultado imposible de lograr si se hubieran perdido los genes durante la diferenciación. Estos experimentos apoyaron la hipótesis de que cada célula diferenciada de un animal contiene la información genética necesaria para el desarrollo de todo el organismo. El conocimiento de que todas las células conservan los genes para producir un organis-

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA La promesa de las células madre

La capacidad de una sola célula para dar origen a los 200 o más tipos diferentes de células en un organismo adulto es una de las maravillas de la vida. Cada núcleo de una célula contiene toda la información genética para un organismo, y el hecho de que una célula llegue a ser muscular, ósea o cerebral está determinado por factores complejos en el ambiente celular que establecen cuáles genes son activos. Estos factores causan la *diferenciación* de la célula, es decir, asumen una forma y una función especializada. Una **célula madre** o **célula troncal** aún no se ha diferenciado, de manera que continúa dividiéndose y tiene el potencial para dar origen a más de un tipo de célula. Existen muchas esperanzas en torno a las implicaciones médicas de la tecnología de las células madre. Las víctimas de infartos al miocardio, accidentes cerebrovasculares, lesiones de la columna vertebral y enfermedades degenerativas desde la artritis hasta la enfermedad de Parkinson resultarían beneficiadas si los tejidos dañados pudieran regenerase.

Las **células madre embrionarias (ESC**, por las siglas de *embryonic stem cells*) se derivan de la masa celular interna del blastocisto, un cúmulo de aproximadamente 100 células. En 1998, el doctor James Thompson y sus colaboradores de la Universidad de Winsconsin aislaron por primera vez las ESC humanas, las cultivaron en cajas de Petri y luego las diferenciaron en una variedad de tejidos humanos, como se ilustra en la **FIGURA E11-4**. La ventaja de las ESC es que pueden producir cualquier tipo de célula del cuerpo. Sin embargo, como el blastocisto es un embrión humano en una etapa temprana, algunos legisladores de Estados Unidos están debatiendo en torno a los problemas éticos que implica la asignación de fondos para las investigaciones sobre las células ESC.

Las investigaciones recientes han demostrado que la mayoría de los tejidos de un individuo adulto, incluidos los músculos, la piel, el hígado, el cerebro, el corazón y la sangre, contienen al menos pequeñas cantidades de células madre, llamadas **células madre adultas (ASC**, por las siglas de *adult stem cells*). De hecho, las células madre de la médula ósea, la cual produce tanto glóbulos rojos como blancos, se han empleado durante décadas en trasplantes para tratar enfermedades como la leucemia. Aunque los científicos alguna vez pensaron que las células ASC podían diferenciarse sólo en unos cuantos tipos de células, los investigadores han sido capaces de transformarlas en más variedades de las que inicialmente se creyó posible. El descubrimiento reciente de que la placenta es rica en células madre sanguíneas ha creado gran entusiasmo entre los investigadores, quienes abrigan la esperanza de que las células de esta fuente abundante podría estimularse para formar una variedad de tejidos además de la sangre.

Los tejidos que se derivan de las células madre de un individuo conservan los marcadores genéticos que hacen que los rechace el sistema inmunitario de un receptor diferente, si no se emplean fármacos inmunosupresores. Anticipándose a los nuevos adelantos de la terapia con células madre, algunos padres han solicitado que una muestra de la placenta del recién nacido se conserve por medio de la criogenia, de manera que se tengan disponibles células madre con la composición genética exacta del niño con el fin poder reparar cualquier tejido dañado a lo largo de su vida. En un futuro, los investigadores esperan emplear las técnicas de la ingeniería genética para modificar las proteínas superficiales celulares, de forma que las células madre cultivadas de un individuo puedan emplearse en otras personas sin que surjan problemas de rechazo.

La **clonación terapéutica** —que implica insertar un núcleo celular de un donador adulto, que necesita una reparación tisular, en un óvulo cuyo núcleo ha sido removido— permitiría crear células madre embrionarias que no se rechazarían. Como no se puede descartar que este proceso, si se desarrolla lo suficiente, pudiera utilizarse para producir un clon del donador, aún se encuentra en un estado de controversia.

Un escenario ideal sería estimular las células madre quiescentes (inactivas) que residen en el tejido dañado para que se reproduzcan. Por ejemplo, las células madre del músculo cardiaco podrían estimularse para que remplazaran el tejido muerto debido a un infarto del miocardio. De manera alternativa, los médicos podrían obtener células madre de una persona lesionada, tomándolas de un tejido como la médula ósea, donde abundan, y luego tratarlas con factores de diferenciación específicos e inyectarlas en la parte del cuerpo dañada. De forma ideal, ahí se reproduciría y remplazaría el tejido perdido.

Además de su enorme potencial para restaurar el tejido dañado y combatir las enfermedades, las células madre algún día podrán cultivarse en grandes cantidades y emplearse para probar nuevos fármacos. Los medicamentos que dañan a estas células embrionarias posiblemente dañen también al embrión en desarrollo, por lo que no deberían administrarse a mujeres embarazadas. Las células madre cultivadas podrían utilizarse también para investigar los procesos increíblemente complejos que controlan el desarrollo humano.

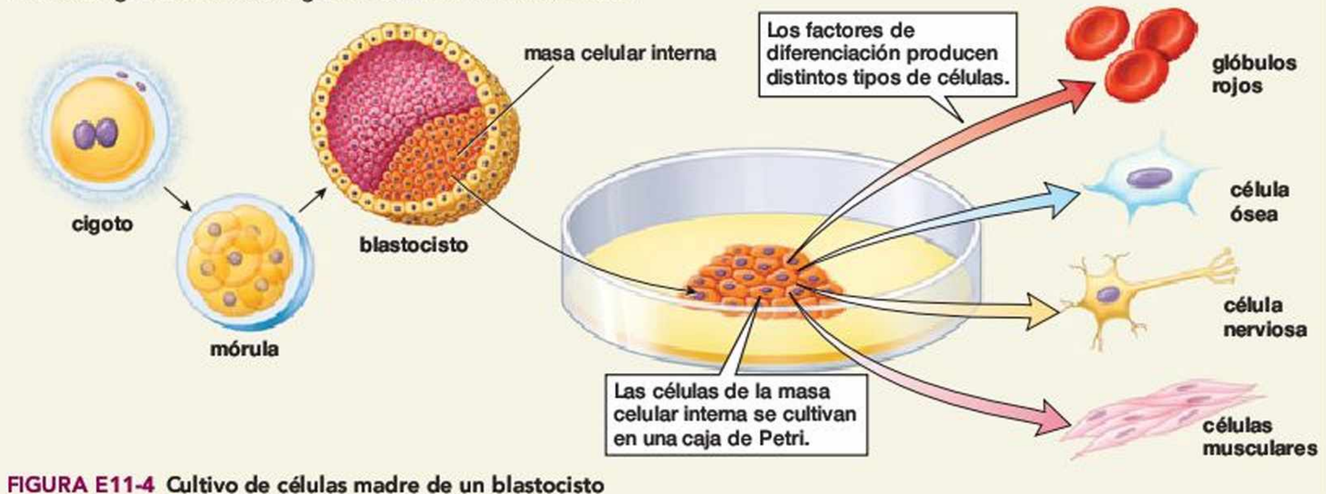


FIGURA E11-4 Cultivo de células madre de un blastocisto

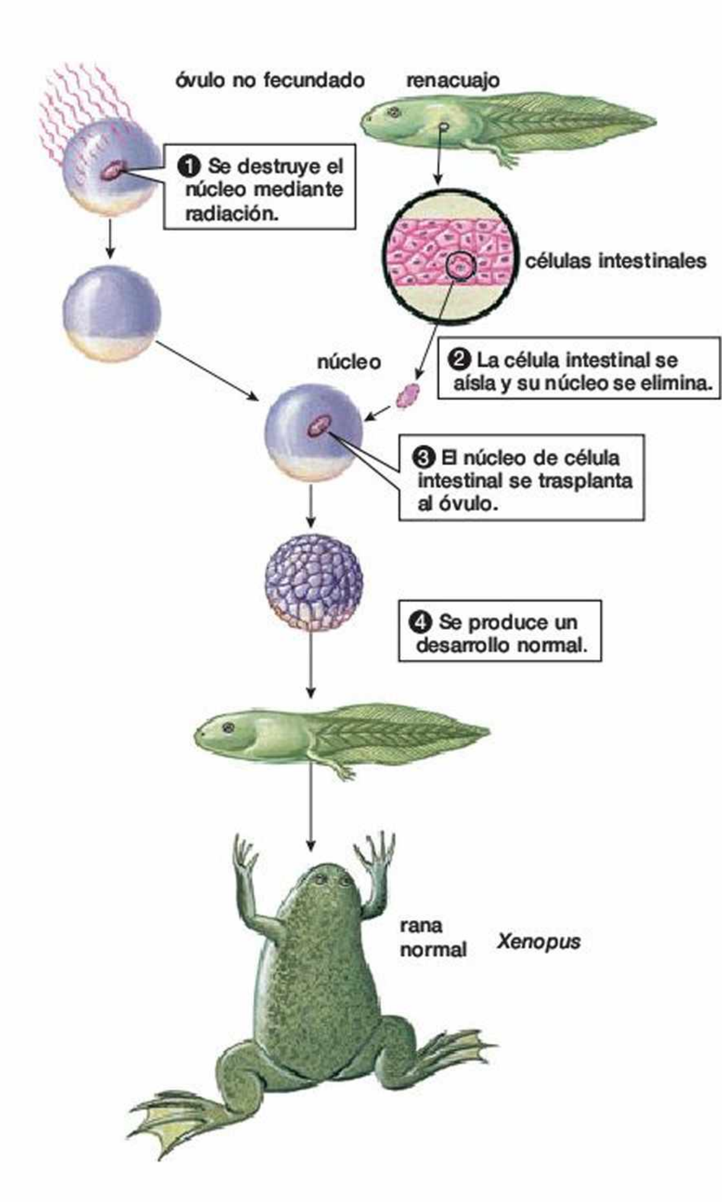


FIGURA 11-42 Las células conservan todos sus genes durante la diferenciación
Los investigadores destruyeron el núcleo del óvulo no fecundado de una rana, luego trasplantaron el núcleo de una célula intestinal de un renacuajo al óvulo. El "huevo" resultante se desarrolló para dar origen a una rana normal, lo que demuestra que las células intestinales conservan todos los genes necesarios para el desarrollo del organismo entero. **PREGUNTA: En este experimento, ¿el trasplante del núcleo de cualquier célula de una rana adulta habría dado por resultado un desarrollo normal?**

mo adulto completo se emplea en la tecnología de células madre, como se describe en "Investigación científica: La promesa de las células madre". Ahora sabemos que las células de diferentes partes de un organismo difieren porque se activan distintos genes que se transcriben a RNA mensajero y se traducen en proteínas.

La transcripción genética se regula con precisión durante el desarrollo

¿Cómo "decide" una célula que formará parte de un hueso, un músculo o del intestino? En cualquier célula, en un momento dado, sólo se emplea o transcribe una porción de sus genes. Recordarás del capítulo 10 que la *transcripción* es la producción del RNA mensajero utilizando un gen como patrón. La combinación particular de genes que se transcribe en una célula determina la forma, estructura y actividad bioquímica de esa célula. La diferenciación durante el desarrollo se lleva a cabo por medio de un proceso llamado **inducción**. La inducción es el proceso por medio del cual se estimulan células específicas para que sigan una ruta de desarrollo específica; por ejemplo, para que sean musculares u óseas bajo la influencia de mensajeros químicos producidos por otras células. Durante la inducción, los conjuntos de genes se activan de manera selectiva en grupos diversos de células, haciendo que adopten diferentes formas y asuman distintas funciones. En general, las moléculas que controlan la transcripción son proteínas (o proteínas combinadas con sustancias como las hormonas esteroides), que se enlazan a genes específicos y bloquean o promueven la transcripción.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

¿QUÉ TANTO VALE LA PENA UN BUEN BRONCEADO?



Cuando los rayos ultravioleta (UV) de la luz solar penetran la piel, pueden alterar las bases del DNA, provocando mutaciones en los oncogenes o genes supresores de tumores. Tales mutaciones pueden ocasionar alguno de los tres tipos comunes de cáncer de piel, y cada uno implica un tipo de célula diferente: carcinoma basocelular, carcinoma de las células espinales y melanoma. Aproximadamente 80 por ciento de los cánceres de piel son carcinomas basocelulares, 16 por ciento son carcinomas de las células espinales y 4 por ciento son melanomas. Como sucede con los cánceres, se requieren diversas mutaciones para permitir la multiplicación no regulada. Tanto en los carcinomas basocelulares como en los de las células espinales, una de estas mutaciones ocurre en el gen para la proteína p53, la proteína supresora de tumores que interrumpe la división celular o que incluso mata las células si tienen daños en su DNA. La luz ultravioleta con frecuencia provoca mutaciones en el gen para la proteína p53, de manera que la proteína permite la división aun en las células con otras mutaciones diversas, permitiendo así la formación de un cáncer. Por fortuna los carcinomas basocelulares y los de las células espinales suelen crecer lentamente y no invadir partes distantes del cuerpo muy rápidamente.

No ocurre lo mismo con el melanoma. Aunque es mucho menos común que otros dos tipos de cánceres de la piel, el melanoma tiene mayores probabilidades de extenderse a otros tejidos y causar la muerte. Los melanomas son cánceres de las células de pigmento en la piel. Cerca de un tercio de los melanomas crecen a partir de lunares preexistentes; aunque aproximadamente dos tercios se inician de otra manera en piel de apariencia normal. Por lo general, los melanomas tienen diversas mutaciones que con frecuencia son originadas por la luz UV. Algunas de esas mutaciones estimulan la síntesis de las proteínas ciclinas, las cuales estimulan a las quinasas dependientes de ciclina que fosforilan la proteína Rb que, a la vez, permite que una célula pase por el punto de control de G_1 a S, que duplique su DNA y que se divida (**FIGURA 11-43**).

De pequeña Raquel tenía muchas quemaduras de sol, de manera que triplica el

riesgo de desarrollar un melanoma. Las personas con piel oscura, la cual se quema con menor facilidad, tiene aproximadamente 15 veces menos probabilidades de desarrollar melanomas, aunque no están totalmente protegidas. Puesto que su melanoma fue detectado a tiempo, el pronóstico médico para la recuperación total de Raquel es optimista.

Tú puedes aprender a detectar melanomas potenciales antes de que se vuelvan mortales, ya que prácticamente todos los melanomas se desarrollan a partir de lunares preexistentes o empiezan como una mancha oscura en la piel que parece como si se estuviera formando un nuevo lunar. Reconocer un posible melanoma es tan sencillo como seguir unas instrucciones "ABCD": Examina tus lunares buscando **A**simetrías, **B**ordes o **C**olores irregulares, y un **D**iámetro más grande que la goma para borrar de un lápiz. Visita el sitio Web de este libro para conocer algunos consejos que te permitan reconocer posibles melanomas y haz que cualquier mancha sospechosa sea examinada a la brevedad por un médico.

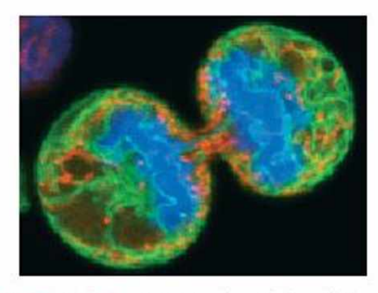


FIGURA 11-43 División de células del melanoma

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

11.1 ¿Cuál es la función de la reproducción celular en la vida de células individuales y de organismos completos?

El ciclo celular procariótico consiste en crecimiento, duplicación de DNA y división por fisión binaria. El ciclo celular eucariótico consta de la interfase y la división celular. Durante la interfase la célula crece y duplica sus cromosomas. La interfase se divide en G_1 (fase de crecimiento 1), S (síntesis de DNA) y G_2 (fase de crecimiento 2). Durante G_1, algunas células pueden abandonar el ciclo celular para entrar en un estado donde no hay división, llamado G_0. Las células pueden permanecer en G_0 de forma permanente, o bien, ser inducidas a entrar de nuevo en el ciclo celular. Las células eucarióticas se pueden dividir mediante división celular mitótica o meiótica.

La división celular mitótica consiste en dos procesos: **1.** mitosis (división nuclear) y **2.** citocinesis (división citoplásmica). La mitosis distribuye una copia de cada cromosoma a dos núcleos individuales, y después la citocinesis encierra cada núcleo en una célula individual, produciendo así dos células hijas genéticamente idénticas. La división celular mitótica de un óvulo fertilizado produce células genéticamente idénticas que crecen y se diferencian como un embrión y, a final de cuentas, como un adulto. La división celular mitótica también mantiene los tejidos corporales y repara el daño en algunos órganos. La reproducción asexual se basa en la división celular mitótica, cuyo resultado es la formación de clones que son genéticamente idénticos a su progenitor.

La división celular meiótica produce células haploides, las cuales tienen sólo la mitad del DNA de su progenitor. La fusión de gametos haploides crea un óvulo fertilizado que tiene una composición genética diferente de ambos progenitores y que después crece y se desarrolla mediante división celular mitótica.

11.2 ¿Cómo se organiza el DNA en los cromosomas de las células eucarióticas?

Cada uno de los cromosomas de una célula eucariótica se compone de una molécula de DNA y proteínas que organizan el DNA. Durante el crecimiento celular, los cromosomas se hallan desplegados y son accesibles para usarse por las enzimas que leen sus instrucciones genéticas. Durante la división celular los cromosomas se condensan en estructuras cortas y delgadas. Comúnmente, las células eucarióticas contienen pares de cromosomas llamados homólogos, cuya apariencia es prácticamente idéntica porque contienen los mismos genes con secuencias de nucleótidos similares. Las células con pares de cromosomas homólogos son diploides. En tanto que las células con un solo miembro de cada par de cromosomas son haploides.

11.3 ¿Cómo se reproducen las células por división celular mitótica?

Los cromosomas se duplican durante la interfase, antes de la mitosis. Las dos copias idénticas, llamadas cromátidas, permanecen unidas entre sí por el centrómero durante las primeras etapas de la mitosis. Ésta comprende cuatro fases (véase la figura 11-10), generalmente seguidas por la citocinesis:

1. **Profase:** La membrana nuclear se empieza a desintegrar, los cromosomas se condensan y sus cinetocoros se fijan en los microtúbulos del huso que se forman en esta etapa.
2. **Metafase:** Los cromosomas de desplazan hacia el ecuador de la célula.
3. **Anafase:** Las dos cromátidas de cada cromosoma duplicado se separan y se desplazan a lo largo de los microtúbulos del huso hacia polos opuestos de la célula.
4. **Telofase:** Los cromosomas se relajan y adoptan su estado desplegado, y se forman de nuevo las envolturas nucleares en torno a cada núcleo hijo nuevo.
5. **Citocinesis:** Normalmente la citocinesis se lleva a cabo al terminar la telofase y divide el citoplasma en mitades aproximadamente iguales, cada una con un núcleo en su interior. En las células animales un anillo de microfilamentos constriñe la membrana plasmática a lo largo del ecuador. En las células vegetales se forma una nueva membrana plasmática, a lo largo del ecuador, mediante la fusión de vesículas producidas por el aparato de Golgi.

Web tutorial 11.1 Mitosis

11.4 ¿Cómo se controla el ciclo celular?

Las interacciones complejas entre muchas proteínas, en especial las ciclinas y las quinasas dependientes de ciclina, impulsan el ciclo celular. Hay tres puntos de control importantes a través de los cuales se regula el avance por el ciclo celular: entre G_1 y S, entre G_2 y la mitosis, y entre la metafase y la anafase.

11.5 ¿Por qué tantos organismos se reproducen sexualmente?

Las diferencias genéticas entre los organismos dan origen a mutaciones. Las mutaciones que se conservan en una especie producen formas diferentes de genes llamadas alelos. Los alelos de los diferentes individuos de una especie se combinan en la progenie mediante la reproducción sexual, crean una variación entre los

descendientes y mejoran potencialmente las probabilidades de supervivencia y reproducción.

11.6 ¿La división celular meiótica cómo produce células haploides?

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce células haploides con un solo cromosoma homólogo de cada par. Durante la interfase, antes de la meiosis, se duplican los cromosomas. La célula sufre luego dos divisiones celulares especializadas —la meiosis I y la meiosis II— para producir cuatro células hijas haploides.

Meiosis I: Durante la profase I los cromosomas duplicados homólogos (tétrada), cada uno compuesto de dos cromátidas, se aparean e intercambian partes entrecruzándose. Durante la metafase I los homólogos (las tétradas) se desplazan juntos, como par, hacia el ecuador de la célula, con cada miembro del par "mirando" hacia polos opuestos de la célula. Los cromosomas homólogos se separan durante la anafase I, y en el transcurso de la telofase I se forman dos núcleos. Cada núcleo hijo recibe un solo miembro de cada par de cromosomas homólogos y es por ello haploide. Las cromátidas hermanas permanecen unidas entre sí durante toda la meiosis I.

Meiosis II: Por lo general, la meiosis II se lleva a cabo en ambos núcleos hijos y es semejante a la mitosis de una célula haploide. Los cromosomas duplicados se desplazan hacia el ecuador de la célula durante la metafase II. Las dos cromátidas de cada cromosoma se separan y se desplazan hacia polos opuestos de la célula durante la anafase II. Esta segunda división produce cuatro núcleos haploides. La citocinesis se lleva a cabo normalmente durante la telofase II, o poco tiempo después, y produce cuatro células haploides.

Web tutorial 11.2 Meiosis

Web tutorial 11.3 Comparación entre mitosis o meiosis

11.7 ¿Cuándo ocurren la división celular meiótica y mitótica en el ciclo de vida de los eucariotas?

La mayoría de los ciclos de vida eucarióticos constan de tres partes: **1.** La reproducción sexual combina gametos haploides para formar una célula diploide. **2.** En algún punto del ciclo de vida las células diploides sufren división celular meiótica para producir células haploides. **3.** En algún punto en el ciclo de vida la mitosis de una célula haploide, de una diploide o de ambas, da como resultado el crecimiento de cuerpos multicelulares. El momento en que se presenta esta etapa, y la proporción del ciclo de vida que se ocupa en cada etapa, varían considerablemente entre las diferentes especies.

Web tutorial 11.4 El ciclo de la vida humana

11.8 ¿De qué forma la meiosis y la reproducción sexual originan variabilidad genética?

La redistribución aleatoria de cromosomas homólogos maternos y paternos crea nuevas combinaciones de cromosomas. El entrecruzamiento crea cromosomas con combinaciones de alelos que quizá nunca antes se dieron en cromosomas individuales. Debido a la separación de homólogos y al entrecruzamiento, es probable que un progenitor nunca produzca dos gametos que sean totalmente idénticos. La fusión de dos gametos genéticamente únicos aporta variabilidad genética adicional a la progenie.

11.9 ¿Cómo se reproducen los animales?

Los animales se reproducen sexual o asexualmente. En la reproducción sexual, los núcleos de los gametos haploides, por lo regular de dos progenitores distintos, se unen y producen un descendiente genéticamente diferente de cualquiera de los progenitores. La reproducción asexual, ya sea por gemación, fisión o partenogénesis, produce descendientes genéticamente idénticos al progenitor.

Durante la reproducción sexual, el gameto masculino (un espermatozoide móvil y pequeño) fecunda el gameto femenino (un óvulo grande y sin movimiento). Algunas especies son hermafroditas, pues producen tanto espermatozoides como óvulos, pero la mayoría de las especies tienen sexos separados. La fecundación interna normalmente se realiza mediante la cópula, en la que el macho deposita espermatozoides directamente en el tracto reproductor de la hembra.

11.10 ¿Cómo funciona el aparato reproductor humano?

El tracto reproductor masculino consiste en un par de testículos, que producen espermatozoides y testosterona. En el hombre, las hormonas FSH y LH, producidas por la hipófisis anterior, estimulan la espermatogénesis y la producción de testosterona. Estos dos procesos son casi continuos; se inician en la pubertad y perduran hasta la muerte.

El tracto reproductor femenino consiste en un par de ovarios, que producen óvulos además de las hormonas estrógeno y progesterona, y estructuras accesorias, que conducen los espermatozoides hacia el óvulo, además de recibir y nutrir al embrión durante el desarrollo prenatal. En la mujer, la ovogénesis, la producción de hormonas y el desarrollo del endometrio varían según un ciclo menstrual de un mes. El ciclo se controla con hormonas del hipotálamo (GnRH), la hipófisis anterior (FSH y LH) y los ovarios (estrógeno y progesterona).

Durante la cópula, el hombre eyacula semen en la vagina de la mujer. Los espermatozoides se desplazan por la vagina y el útero hasta el tubo uterino u oviducto, donde suele efectuarse la fecundación. El óvulo no fecundado está rodeado por dos barreras, la corona radiada y la zona pelúcida. Enzimas liberadas por el acrosoma en la cabeza del espermatozoide digieren estas capas y permiten al espermatozoide llegar al óvulo. Sólo un espermatozoide entra en el óvulo y lo fecunda.

Web tutorial 11.2 El aparato reproductor femenino

11.11 ¿Cómo procede el desarrollo animal?

El desarrollo animal ocurre en varias etapas. *Segmentación:* El óvulo fecundado experimenta divisiones celulares casi sin crecimiento, de forma que el citoplasma del huevo se divide en células más pequeñas. La división por segmentación da por resultado la formación de la mórula, una esfera sólida de células. Luego se abre una cavidad dentro de la mórula, formando así la blástula, una esfera hueca de células. *Gastrulación:* Se forma una invaginación en la blástula, y las células migran de la superficie al interior de la esfera hasta formar una gástrula de tres capas. Estas tres capas celulares —ectodermo, mesodermo y endodermo— dan origen a todos los tejidos adultos (véase la tabla 11-2). *Organogénesis:* Las capas celulares de la gástrula forman los órganos característicos de la especie animal. El individuo joven aumenta de tamaño y alcanza la madurez sexual. *Envejecimiento:* Las células funcionan con menos eficiencia a medida que se van acumulando daños al DNA y a otros componentes celulares; la capacidad reparadora de las células se deteriora y, a la larga, el organismo muere.

11.12 ¿Cómo se controla el desarrollo?

Todas las células del cuerpo de un animal contienen un conjunto completo de información genética, pero las células se especializan en funciones particulares. Durante el desarrollo, las células sufren diferenciación al estimular y reprimir la transcripción de genes específicos. Las células de los vertebrados conservan la capacidad de formar un individuo completo si se les separa durante la etapa de blástula, como sucede en el caso de los gemelos idénticos.

Durante la gastrulación se decide el destino de la mayoría de las células del embrión, por medio de un proceso llamado *inducción*, el cual es estimulado por mensajeros químicos recibidos de las células cercanas. La diferenciación de las células en papeles especializados tiene lugar como resultado de la expresión diferencial de los genes causada por la inducción. Las moléculas reguladoras, comúnmente proteínas (o proteínas combinadas con sustancias como las hormonas esteroides), determinan cuáles genes deben expresarse; tales moléculas se enlazan a los genes específicos, ya sea bloqueando o promoviendo la transcripción.

TÉRMINOS CLAVE

acrosoma *pág. 219*
alelo *pág. 207*
anafase *pág. 200*
autosoma *pág. 197*
blastoporo *pág. 223*
blástula *pág. 222*
cariotipo *pág. 197*
célula intersticial *pág. 219*
célula madre *pág. 224*
célula madre adulta *pág. 224*
célula madre embrionaria *pág. 224*
células de Sertoli *pág. 219*
centriolo *pág. 200*
centrómero *pág. 196*
ciclo celular *pág. 192*
cigoto *pág. 221*
cinetocoro *pág. 200*
citocinesis *pág. 195*
clon *pág. 202*
corona radiada *pág. 222*
clonación *pág. 202*
clonación terapéutica *pág. 224*
cromátida *pág. 197*
cromosoma *pág. 195*
cromosoma duplicado *pág. 197*
cromosoma sexual *pág. 197*
cuerpo lúteo *pág. 221*
cuerpo polar *pág. 220*
desarrollo *pág. 223*
diferenciación *pág. 195, 223*
diploide *pág. 197*
división celular *pág. 194*
división celular meiótica *pág. 195*
división celular mitótica *pág. 195*
ectodermo *pág. 223*
embrión *pág. 223, 215*
endodermo *pág. 223*
entrecruzamiento *pág. 211*
escroto *pág. 218*
espermátida *pág. 219*
espermatocito primario *pág. 219*
espermatocito secundario *pág. 219*
espermatogénesis *pág. 219*
espermatogonias *pág. 219*
espermatozoide *pág. 218*
estrógeno *pág. 218, 221*
fecundación *pág. 217*
fisión *pág. 217*
fisión binaria *pág. 193*
folículo *pág. 220*
gameto *pág. 195*
gástrula *pág. 223*
gastrulación *pág. 223*
gemación *pág. 217*
gónada *pág. 218*
haploide *pág. 198*
hermafrodita *pág. 218*
homólogo *pág. 197*
hormona estimuladora de folículos (FSH) *pág. 218*
hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) *pág. 218*
hormona luteinizante (LH) *pág. 218*
inducción *pág. 225*
interfase *pág. 194*
locus *pág. 196*
meiosis *pág. 195*
mesodermo *pág. 223*
metafase *pág. 200*
microtúbulo del huso *pág. 200*
mitosis *pág. 195*
mórula *pág. 222*
notocordio *pág. 223*
nucleosoma *pág. 196*
organogénesis *pág. 223*
ovocito primario *pág. 220*
ovocito secundario *pág. 220*
ovogénesis *pág. 220*
ovogonias *pág. 220*
óvulo *pág. 218*
pene *pág. 218*
placa celular *pág. 200*
poliploide *pág. 199*
profase *pág. 200*
progesterona *pág. 221*
pubertad *pág. 218*
punto de control *pág. 204*
quiasma *pág. 211*
recombinación *pág. 211*
regeneración *pág. 217*
reproducción asexual *pág. 192, 217*
reproducción sexual *pág. 195, 217*
segmentación *pág. 222*
telofase *pág. 200*
telómero *pág. 196*
testosterona *pág. 218*
tétrada *pág. 210*
tubo uterino *pág. 221*
túbulo seminífero *pág. 219*
útero *pág. 221*
zona pelúcida *pág. 222*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Elabora un diagrama del ciclo celular eucariótico y descríbelo. Menciona las diversas fases y describe de forma breve los eventos que se producen en cada una.
2. Define *mitosis* y *citocinesis*. ¿Qué cambios de estructura celular se producen cuando no se lleva a cabo la citocinesis después de la mitosis?
3. Representa en un diagrama las etapas de la mitosis. ¿Cómo asegura la mitosis que cada núcleo hijo reciba un conjunto completo de cromosomas?
4. Define los siguientes términos: *cromosoma homólogo*, *centrómero*, *cinetocoro*, *cromátida*, *diploide*, *haploide*.
5. Describe y compara el proceso de citocinesis en las células animales y en las células vegetales.
6. ¿Cómo se controla el ciclo celular? ¿Por qué es fundamental que las células no avancen sin regulación por el ciclo celular?
7. Representa en un diagrama los eventos de la meiosis. ¿En qué etapa se separan los cromosomas homólogos?
8. Describe el apareamiento de homólogos y el entrecruzamiento. ¿En qué etapa de la meiosis se llevan a cabo? Menciona dos funciones de los quiasmas.
9. ¿En qué aspectos se asemejan la mitosis y la meiosis? ¿En qué difieren?
10. Describe los tres tipos principales del ciclo de vida eucariótico. ¿Cuándo ocurren las divisiones celulares mitótica y meiótica en cada uno?
11. Describe cómo contribuye la meiosis a la variabilidad genética. Si un animal tuviese un número haploide de 2 (ningún cromosoma sexual), ¿cuántos tipos genéticamente diferentes de gametos produciría? (Supón que no hay entrecruzamiento.) ¿Y si tuviera un número haploide de 5?
12. Menciona las ventajas y desventajas de la reproducción asexual, la reproducción sexual.
13. Compara las estructuras del óvulo y del espermatozoide. ¿Qué modificaciones estructurales tienen los espermatozoides que facilitan el movimiento, el uso de energía y la digestión?
14. ¿Qué es la gastrulación? Describe la gastrulación en las ranas.
15. Nombra dos estructuras derivadas de cada una de las tres capas de tejido embrionarias: endodermo, ectodermo y mesodermo.
16. ¿Cómo contribuye la muerte celular al desarrollo?
17. Describe el proceso de inducción y da dos ejemplos.
18. Define la diferenciación. ¿Cómo se diferencian las células, es decir, cómo las células adultas expresan algunos de los genes, pero no todos, del óvulo fecundado?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. La mayoría de las neuronas del sistema nervioso central del ser humano adulto, al igual que las células del músculo cardiaco, permanecen en la fase G_0 de la interfase. En cambio, las células que recubren el interior del intestino delgado se dividen frecuentemente. Analiza esta diferencia en términos de por qué son tan peligrosos los daños que sufren las células del sistema nervioso y del músculo cardiaco (como los causados por un accidente cerebrovascular o un ataque cardiaco). ¿Qué podría ocurrirle a tejidos como los de la pared intestinal, si algún trastorno bloqueara la división celular mitótica en todas las células del organismo?
2. Las células cancerosas se dividen sin control. Entre los efectos colaterales de la quimioterapia y de la radioterapia que se aplican para combatir los cánceres están la pérdida del cabello y de la mucosa gastrointestinal, lo cual provoca fuertes náuseas. Observa que las células de los folículos pilosos y de la mucosa intestinal se dividen frecuentemente. ¿Qué deduces acerca de los mecanismos de estos tratamientos? ¿Qué buscarías en una terapia mejorada contra el cáncer?
3. Ciertas especies animales se reproducen ya sea asexual o sexualmente, según las condiciones ambientales. La reproducción asexual tiende a darse en ambientes favorables y estables; mientras que la reproducción sexual es más común en circunstancias inestables o desfavorables. Comenta acerca de las ventajas o las desventajas de la reproducción tanto sexual como asexual.
4. Compara las estructuras del óvulo y del espermatozoide. ¿Qué modificaciones estructurales tienen los espermatozoides que facilitan el movimiento, el uso de energía y la digestión?
5. Los embriólogos han estado usando la fusión de embriones para producir ratones *tetraparentales* (con cuatro progenitores) y han producido "cabrejas" a partir de embriones de cabras y ovejas. Los cuerpos que resultaron son combinaciones de células de ambos animales. ¿Por qué tuvo éxito la fusión con estos embriones muy jóvenes (de cuatro a ochos células) y fracasó cuando se emplearon embriones de más edad?
6. Si el núcleo de una célula adulta puede ser trasplantado a un óvulo al cual se le ha extraído el núcleo para producir un clon del adulto, ¿es posible producir teóricamente clones humanos? ¿Esos clones serían exactamente iguales a la persona que aportó el núcleo? Explica.
7. Con base en los conocimientos sobre clonación que adquiriste en el capítulo, formula el mayor número de argumentos posibles a favor y en contra de la clonación terapéutica. ¿Cuál es tu punto de vista?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Axtman, K. "Quietly, Animal Cloning Speeds Onward". *Christian Science Monitor*, 23 de octubre de 2001. Un análisis de los éxitos y fracasos de la clonación de mamíferos.

Cibelli, J. B. Lanza, R. P. y West M. D. "The First Human Cloned Embryo". *Scientific American*, noviembre de 2001. La clonación terapéutica que emplea las propias células del receptor puede generar células madre que no experimentarán rechazo por parte del sistema inmunitario.

Gibbe, W. W. "Untangling the Roots of Cancer". *Scientific American*, julio de 2003. Células cancerosas surgen por diversos mecanismos. Muchas implican mutaciones en las moléculas que controlan el ciclo de la célula.

Grant, M. C. "The Trembling Giant". *Discover*, octubre de 1993. Los álamos son verdaderos individuos, pues enormes, se originan lentamente a partir de las raíces del árbol parental y son potencialmente inmortales.

Lanza, R. P., Dresser, B. L. y Damián, P. "Cloning Noah's Ark". *Scientific American*, noviembre de 2000. La clonación de especies extrañas y en peligro de extinción podría representar una esperanza para evitar esta última.

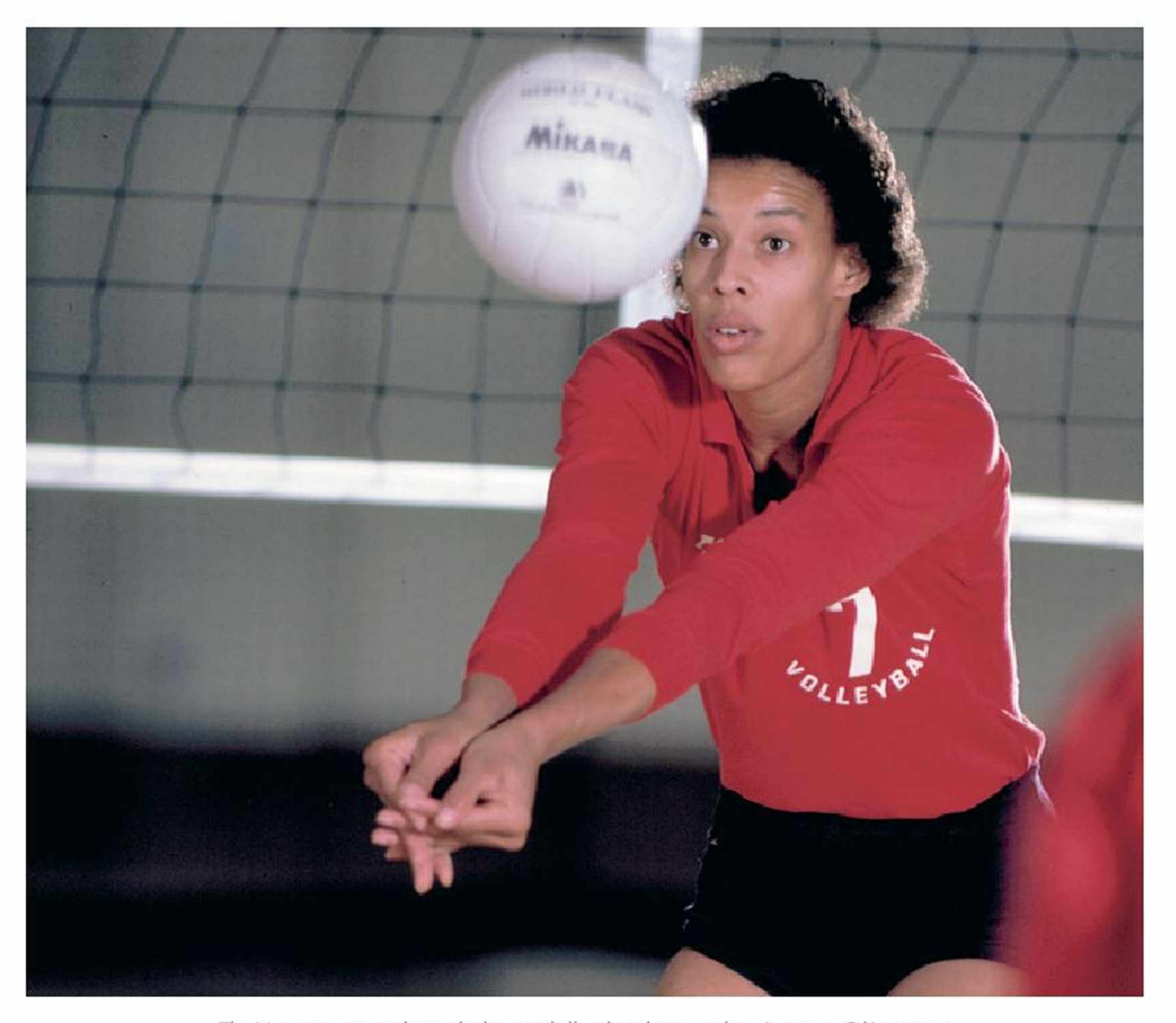
Leutwyler, K. "Turning Back the Strands of Time". *Scientific American (Explorations)*, 2 de febrero de 1998. Una breve explicación de los telómeros, las regiones de DNA que se repiten en los extremos de los cromosomas.

Travis, J. "A fantastical Experiment". *Science News*, 5 de abril de 1997. Una clara descripción de la clonación de la oveja Dolly y algunas de sus implicaciones.

Wilmut, I. "Cloning for Medicine". *Scientific American*, diciembre de 1998. Una explicación de por qué los experimentos de clonación podrían tener aplicaciones médicas.

CAPÍTULO

12 Patrones de herencia



Flo Hyman, ganadora de la medalla de plata en los Juegos Olímpicos, murió en la cúspide de su carrera a causa del síndrome de Marfan.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Muerte súbita en la cancha

12.1 ¿Cuál es la base física de la herencia?

Los genes son secuencias de nucleótidos en lugares específicos dentro de los cromosomas

Los dos alelos de un organismo pueden ser iguales o diferentes

12.2 ¿Cómo estableció Gregor Mendel los cimientos de la genética moderna?

Hacer bien las cosas: los secretos del éxito de Mendel

12.3 ¿Cómo se heredan los rasgos individuales?

La herencia de alelos dominantes y recesivos en cromosomas homólogos explica los resultados de las cruzas de Mendel

La "contabilidad genética" permite predecir los genotipos y fenotipos de la descendencia

La hipótesis de Mendel sirve para predecir el resultado de nuevos tipos de cruzas de rasgos individuales

12.4 ¿Cómo se heredan los rasgos múltiples?

Mendel planteó la hipótesis de que los rasgos se heredan de forma independiente

En un mundo no preparado, el genio podría pasar inadvertido

12.5 ¿Cómo se heredan los genes localizados en un mismo cromosoma?

Los genes que están en un mismo cromosoma tienden a heredarse juntos

La recombinación crea nuevas combinaciones de alelos ligados

12.6 ¿Cómo se determina el sexo y cómo se heredan los genes ligados a los cromosomas sexuales?

Los genes ligados a los cromosomas sexuales se encuentran sólo en el cromosoma X o sólo en el cromosoma Y

12.7 ¿Las leyes mendelianas de la herencia se aplican a todos los rasgos?

Dominancia incompleta: el fenotipo de los heterocigotos es un intermedio entre los fenotipos de los homocigotos

Un solo gen puede tener múltiples alelos

Investigación científica: Fibrosis quística

Muchos rasgos reciben influencia de varios genes

Los genes individuales comúnmente tienen múltiples efectos en el fenotipo

El ambiente influye en la expresión de los genes

12.8 ¿Cómo se investigan las anomalías genéticas humanas?

12.9 ¿Cómo se heredan las anomalías humanas originadas por genes individuales?

Algunas anomalías genéticas humanas se deben a alelos recesivos

Algunas anomalías genéticas humanas se deben a alelos dominantes

Algunas anomalías humanas están ligadas a los cromosomas sexuales

12.10 ¿Cómo afectan a los seres humanos los errores en el número de cromosomas?

Ciertas anomalías genéticas humanas se deben a un número anormal de cromosomas sexuales

Ciertas anomalías genéticas humanas se deben a un número anormal de autosomas

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO
Muerte súbita en la cancha



ESTUDIO DE CASO MUERTE SÚBITA EN LA CANCHA

FLO HYMAN, ágil, atlética y de más de 1.80 de alto, era una de las mejores jugadoras de voleibol de todos los tiempos. Hyman, la estrella del equipo olímpico estadounidense de voleibol ganadora de la medalla de plata, se incorporó después a un equipo profesional japonés. En 1986, luego de salir de un partido para tomar un breve descanso, murió mientras estaba sentada silenciosamente en la banca. ¿Cómo pudo sucederle esto a alguien de apenas 32 años y en excelentes condiciones físicas?

Flo Hyman padecía un trastorno genético llamado síndrome de Marfan, que es sorprendentemente común y afecta a una de cada 5000 personas. Quienes padecen el síndrome de Marfan por lo general son altos y delgados, con largas extremidades y con manos y pies inusualmente grandes. Estas características ayudaron a Flo Hyman a convertirse en una extraordinaria jugadora de voleibol. Pero por desgracia, el síndrome de Marfan también puede conducir a la muerte.

La autopsia reveló que Hyman murió por una ruptura en la aorta, la gran arteria que transporta la sangre del corazón a casi todo el cuerpo. ¿Por qué la aorta de Hyman se rompió? ¿Qué tiene en común una aorta débil con la altura y las manos grandes? El síndrome de Marfan es causado por una mutación en el gen que codifica una proteína llamada fibrilina, que forma fibras largas que dan elasticidad y fuerza al tejido conectivo. Muchas partes del cuerpo contienen tejido conectivo, incluidos los tendones, los ligamentos y las paredes arteriales. Las moléculas de fibrilina defectuosa debilitan el tejido conectivo, en ocasiones con trágicas consecuencias. Al parecer, las mutaciones en la fibrilina también estimulan el crecimiento, lo que hace que las personas con el síndrome de Marfan sean altas y muy delgadas.

¿Cómo adquirió este padecimiento Flo Hyman? ¿Heredó este síndrome de sus padres? ¿O fue una nueva mutación (quizá en el DNA del óvulo de su madre o en el espermatozoide de su padre que lo fertilizó)? Puesto que las nuevas mutaciones son casos poco comunes, formulemos la hipótesis de que Hyman heredó un gen defectuoso de sus padres. Los genetistas pueden hacer experimentos, en el sentido habitual, en los seres humanos; pero también reúnen otras evidencias que los ayudan a determinar las formas en que se transmite la herencia. Conforme leas este capítulo, hazte algunas preguntas: ¿qué evidencias se necesitarán para determinar si el síndrome de Marfan de Hyman era resultado de una nueva mutación o si lo heredó de sus padres? Si fue heredado, ¿provino de ambos progenitores o pudo heredarlo sólo de uno? Si Hyman hubiera tenido hijos, éstos tendrían probabilidades de padecer el síndrome de Marfan?

12.1 ¿CUÁL ES LA BASE FÍSICA DE LA HERENCIA?

La **herencia** es el proceso por el cual las características de los individuos se transmiten a su descendencia. Como aprendiste en capítulos anteriores, el DNA contiene la información genética en la forma de secuencias de nucleótidos. En la mayoría de los casos, los segmentos de DNA que van de unos cuantos cientos a muchos miles de nucleótidos son los genes que codifican la información necesaria para sintetizar una proteína específica. Los cromosomas están constituidos de DNA y varias proteínas. Los **genes**, por consiguiente, son partes de los cromosomas. Finalmente, los cromosomas se transmiten de una célula a otra y de un organismo a otro durante la reproducción. Así, la herencia ocurre cuando los genes se transmiten de un progenitor a su descendencia.

Comenzaremos nuestra exploración con un breve panorama de las estructuras —genes y cromosomas— que conforman la base física de la herencia. En este capítulo nos limitaremos a hablar de los organismos diploides, los cuales incluyen a la mayoría de las plantas y animales que se reproducen sexualmente mediante la fusión de gametos haploides.

Los genes son secuencias de nucleótidos en lugares específicos dentro de los cromosomas

El lugar físico que ocupa un gen dentro de un cromosoma se llama **locus** (plural, **loci**; FIGURA 12-1). Cada miembro de un par de cromosomas homólogos tiene los mismos genes que ocupan los mismos loci. ¿Las secuencias de nucleótidos en el mismo locus de un par de cromosomas homólogos siempre serán idénticas? Recuerda los capítulos 9 y 10. Los errores en la duplicación del DNA, ciertas sustancias químicas y la radiación pueden provocar mutaciones que modifican la secuencia de nucleótidos del DNA. *Diferentes* secuencias de nucleótidos en el *mismo* locus de dos cromosomas homólogos se llaman **alelos**. Los tipos sanguíneos humanos A, B y O, por ejemplo, son producto de tres alelos diferentes del gen del tipo sanguíneo.

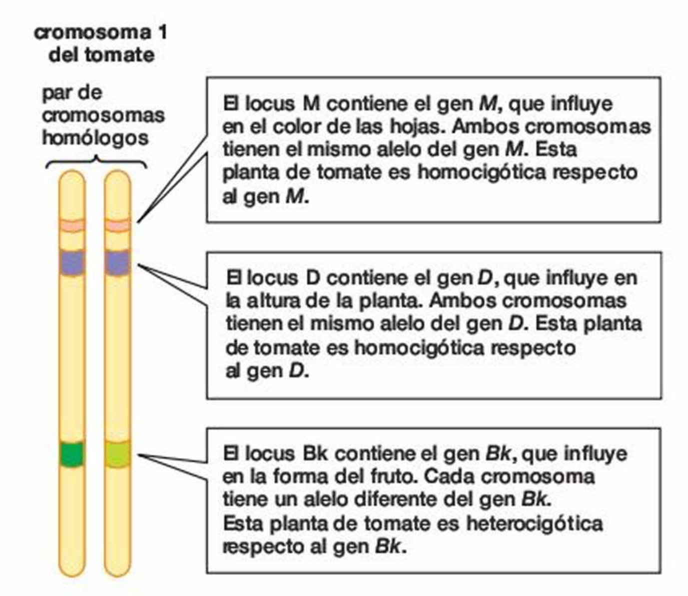


FIGURA 12-1 Relaciones entre genes, alelos y cromosomas Cada cromosoma homólogo tiene el mismo conjunto de genes. Cada gen está en la misma posición relativa, o locus, de su cromosoma. Las diferencias de la secuencia de nucleótidos en el mismo locus del gen producen diferentes alelos. Los organismos diploides tienen dos alelos de cada gen.

Los dos alelos de un organismo pueden ser iguales o diferentes

Si dos cromosomas homólogos de un organismo tienen el *mismo* alelo en un locus de un gen específico, se dice que el organismo es **homocigótico** en ese locus. (El término *homocigótico* proviene de palabras griegas que significan "el mismo par"). Por ejemplo, los cromosomas de la figura 12-1 son homocigóticos en los loci de los genes *M* y *D*. Si dos cromosomas homólogos tienen *diferentes* alelos en un locus, se dice que el organismo es **heterocigótico** ("diferente par") en ese locus y en ocasiones se le conoce como **híbrido**. Los cromosomas de la figura 12-1 son heterocigóticos en el locus del gen *Bk*.

Recuerda del capítulo 11 que, durante la meiosis, los cromosomas homólogos se separan, de tal forma que cada gameto recibe un miembro de cada par de cromosomas homólogos. Como resultado, cada gameto tiene un solo alelo de cada gen. Por lo tanto, todos los gametos que produzca un organismo que es homocigótico en un locus de gen específico contendrán el mismo alelo. Los gametos producidos por un organismo que es heterocigótico en el mismo locus de gen son de dos tipos: la mitad de los gametos contienen un alelo, y la mitad restante, el otro alelo.

Gregor Mendel (FIGURA 12-2), un monje austriaco, descubrió a mediados del siglo XIX los patrones comunes de la herencia y muchos hechos esenciales acerca de los genes, los alelos y la distribución de éstos en los gametos y cigotos durante la reproducción sexual. Mendel hizo sus investigaciones mucho antes del descubrimiento del DNA, los cromosomas y la meiosis. Puesto que sus experimentos son ejemplos sucintos y elegantes de la ciencia en acción, examinemos el camino que condujo a Mendel a sus descubrimientos.

12.2 ¿CÓMO ESTABLECIÓ GREGOR MENDEL LOS CIMIENTOS DE LA GENÉTICA MODERNA?

Antes de hacerse monje en el monasterio de Santo Tomás de Brünn (hoy Brno, en Moravia, en la República Checa), Gregor Mendel asistió a la Universidad de Viena durante dos años, donde estudió botánica y matemáticas, entre otras materias. En el monasterio de Santo Tomás, Mendel utilizó sus conocimientos para realizar una serie de experimentos revolucionarios sobre la herencia en guisantes (chícharos) comunes comestibles.

Hacer bien las cosas: Los secretos del éxito de Mendel

Hay tres pasos principales para realizar con éxito un experimento en el campo de la biología: elegir el organismo idóneo para el trabajo, planear y ejecutar correctamente el experimento y analizar los datos en la forma adecuada. Mendel fue el primer genetista en llevarlos a cabo.

La elección que Mendel hizo del guisante comestible como sujeto experimental fue esencial para el éxito de sus experimentos. Los estambres, las estructuras reproductivas masculi-



FIGURA 12-2 Gregor Mendel
Retrato de Mendel pintado alrededor de 1888, luego de haber realizado sus innovadores experimentos de genética.

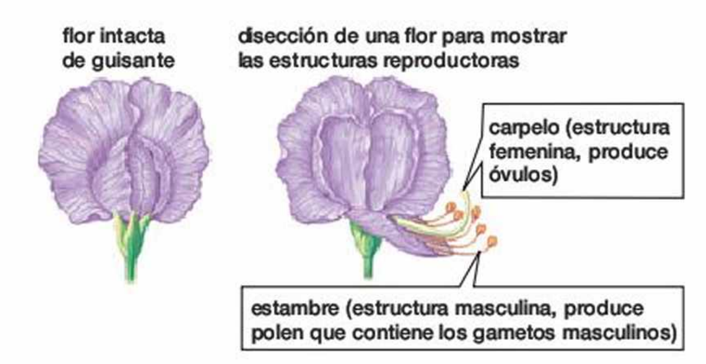


FIGURA 12-3 Flores del guisante comestible
En la flor intacta del guisante (izquierda), los pétalos inferiores forman una envoltura que encierra las estructuras reproductoras: los estambres (masculinos) y el carpelo (femenino). En condiciones normales, el polen no puede entrar a la flor desde afuera, por lo que la planta se autopoliniza. Si un cultivador abre manualmente la flor (derecha), puede practicar la polinización cruzada.

nas de una flor, producen polen. Cada grano de polen contiene espermatozoides. La polinización permite que el espermatozoide fecunde al gameto femenino, el *óvulo*, que se encuentra en el ovario en la base del carpelo, que es la estructura femenina de la flor. Los pétalos de la flor de guisante envuelven todas las estructuras internas para evitar que entre el polen de otra flor (**FIGURA 12-3**). Así, cada flor de guisante suministra normalmente su propio polen, de tal forma que los óvulos de cada flor son fecundados por el esperma del polen de la misma flor. Este proceso se llama **autopolinización**.

Aunque normalmente las plantas de guisantes se autopolinizan, los cultivadores de plantas también pueden aparear dos plantas de forma manual mediante un procedimiento que se conoce como **polinización cruzada**. Los cultivadores separan los pétalos y eliminan los estambres para impedir la autopolinización. Al espolvorear el extremo pegajoso del carpelo con polen de plantas que han seleccionado, los cultivadores logran controlar la polinización. De esta forma es posible aparear dos plantas para ver qué tipos de descendencia producen.

El diseño experimental de Mendel fue sencillo, pero brillante. En vez de observar la planta entera en toda su complejidad, Mendel eligió estudiar características individuales (generalmente conocidas como *rasgos*) que se manifiestan con diferentes formas distintivas, como flores de color blanco o púrpura. Además investigó un solo rasgo a la vez.

Mendel siguió la herencia de estas características a lo largo de varias generaciones, contando el número de descendientes que mostraban cada tipo de rasgo. El análisis de estas cifras permitió identificar claramente los patrones básicos de la herencia. El análisis estadístico constituyó una innovación en la época de Mendel. Desde entonces, la estadística se convirtió en una herramienta esencial en prácticamente todos los campos de la biología.

12.3 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS RASGOS INDIVIDUALES?

En los guisantes comestibles un solo gen controla el color de la flor. Si una planta de guisante es homocigótica con respecto a este gen, toda la descendencia que resulta mediante la autopolinización tendrá el mismo color de la flor, que será igual al de la planta progenitora. Tales plantas reciben el nombre de **raza pura**. Ya en la época de Mendel, los comerciantes de semillas vendían muchos tipos de variedades de guisantes de raza pura. Mendel cultivó plantas de guisante que eran de raza pura con respecto a diferentes formas de un solo rasgo, como el color de la flor, y realizó una polinización cruzada. Guardó las semillas híbridas resultantes y las sembró el siguiente año para observar sus características.

En uno de estos experimentos, Mendel cruzó una planta de guisante de flor blanca con una de flor color púrpura. Ésta fue la *generación parental*, identificada con la letra *P*. Cuando cultivó las semillas resultantes, Mendel encontró que toda la progenie de la primera generación (la "primera generación filial" o F_1) produjo flores de color púrpura (**FIGURA 12-4**):

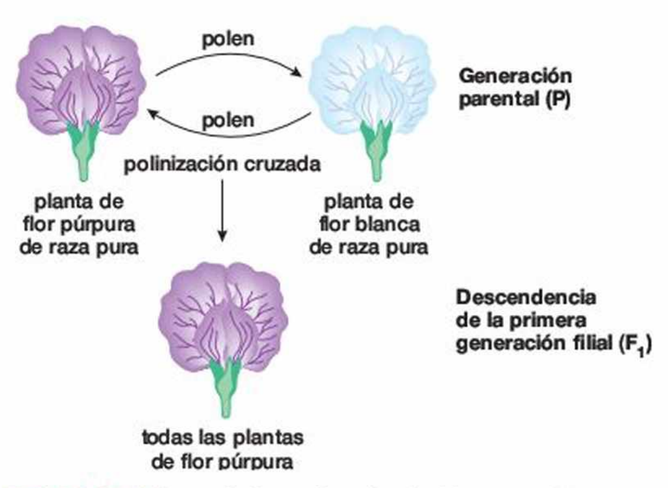


FIGURA 12-4 Cruza de flores de guisante blancas y púrpura

¿Qué le había ocurrido al color blanco? Las flores de los híbridos eran de un púrpura tan intenso como el de la planta progenitora. El color blanco parecía haber desaparecido de la progenie F_1.

Mendel permitió entonces que las flores F_1 se autopolinizaran, recolectó las semillas y las sembró la primavera siguiente. En la segunda generación (F_2), alrededor de tres cuartas partes de las plantas tenían flores de color púrpura y una cuarta parte flores blancas (**FIGURA 12-5**):

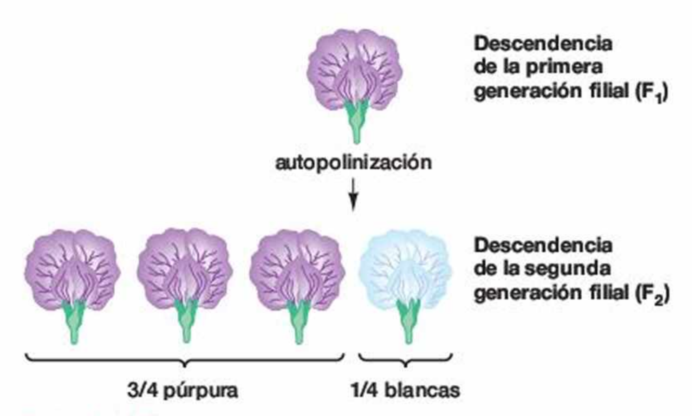


FIGURA 12-5 Cruza de flores púrpura de plantas de guisante F_1

Las cifras exactas fueron 705 púrpura y 224 blancas, es decir, una proporción de 3 púrpura a 1 blanca. Este resultado demostró que la capacidad de producir flores blancas no había desaparecido, sino que sólo había quedado "oculta".

Mendel permitió que las plantas F_2 se autopolinizaran y produjeran una tercera generación (F_3). Descubrió que todas las plantas F_2 de flor blanca tuvieron progenie de flor blanca; es decir, eran de raza pura. A lo largo de todas las generaciones que Mendel tuvo el tiempo y la paciencia de cultivar, las progenitoras de flor blanca siempre dieron origen a hijas de flor blanca. En contraste, las plantas F_2 de flor púrpura eran de dos tipos: alrededor de $\frac{1}{3}$ de ellas eran púrpura de raza pura; los $\frac{2}{3}$ restantes eran híbridos que tenían progenie de flor tanto púrpura como blanca, también en la proporción de 3 a 1. Por consiguiente, la generación F_2 comprendía $\frac{1}{4}$ de plantas púrpura de raza pura, $\frac{1}{2}$ de híbridos púrpura y $\frac{1}{4}$ de plantas blancas de raza pura.

La herencia de alelos dominantes y recesivos en cromosomas homólogos explica los resultados de las cruzas de Mendel

Los resultados de Mendel, complementados con nuestros conocimientos acerca de los genes y los cromosomas homólogos, nos permiten formular una hipótesis en cinco partes que explica la herencia de rasgos individuales:

- Cada rasgo está determinado por pares de unidades físicas discretas, a las que ahora llamamos genes. Cada organismo tiene dos alelos de un gen dado, como el gen que determina el color de la flor. En cada cromosoma homólogo está presente un alelo del gen. Los guisantes de raza pura con flor blanca tienen alelos del gen del "color de la flor" diferentes a los guisantes de flor púrpura de raza pura.
- Cuando un organismo tiene dos alelos diferentes, uno de ellos (el alelo **dominante**) puede enmascarar la expresión del otro (el alelo **recesivo**). Sin embargo, el alelo recesivo sigue presente. En los guisantes comestibles el alelo de la flor púrpura es dominante y el alelo de la flor blanca es recesivo.
- Los pares de genes de cromosomas homólogos se separan durante la formación de los gametos, de tal forma que cada gameto recibe un solo alelo de cada par. Esta conclusión se conoce como la **ley de segregación** de Mendel: los dos alelos de un gen se segregan (es decir, se separan) uno del otro durante la meiosis. Cuando un espermatozoide fecunda un óvulo, la progenie resultante recibe un alelo del padre y uno de la madre.
- El azar determina cuál alelo se incluye en un gameto determinado. Puesto que los cromosomas homólogos se separan al azar durante la meiosis, la distribución de los alelos en los gametos también es aleatoria.
- Los organismos de raza pura (homocigóticos) tienen dos ejemplares del mismo alelo de un gen determinado. En consecuencia, todos los gametos de un individuo homocigótico tienen el mismo alelo de ese gen (**FIGURA 12-6**).

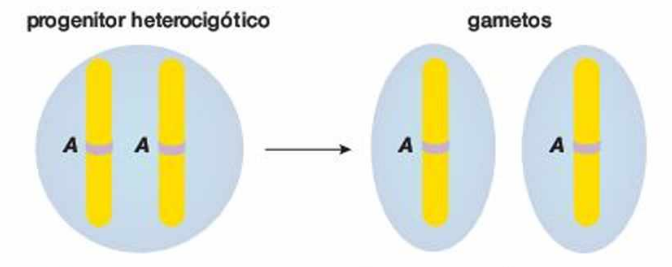


FIGURA 12-6 Los cromosomas en los gametos de un progenitor homocigótico

Los organismos híbridos (heterocigóticos) tienen dos alelos diferentes de un determinado gen. La mitad de los gametos de un organismo contienen un alelo de ese gen, y la mitad restante contiene el otro alelo (**FIGURA 12-7**):

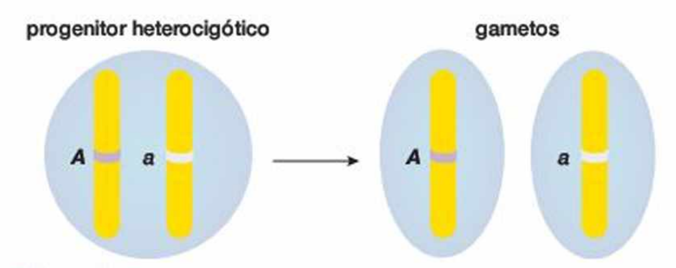


FIGURA 12-7 Los cromosomas en los gametos de un progenitor heterocigótico

Ahora veamos cómo la hipótesis de Mendel explica los resultados de sus experimentos con el color de las flores. Usaremos letras para representar los diferentes alelos: asignaremos la letra *P* mayúscula al alelo del púrpura (dominante) y la letra *p* minúscula al alelo del blanco (recesivo). (Según la convención de Mendel, el alelo dominante se representa con una letra mayúscula). Una planta de flor púrpura de raza pura (homocigótica) tiene dos alelos de flor púrpura (*PP*), mientras que la planta de flor blanca tiene dos alelos de flor blanca (*pp*). Todos los espermatozoides y óvulos producidos por una planta *PP* tienen el alelo *P;* todos los espermatozoides y óvulos producidos por una planta *pp* tienen el alelo *p* (**FIGURA 12-8**):

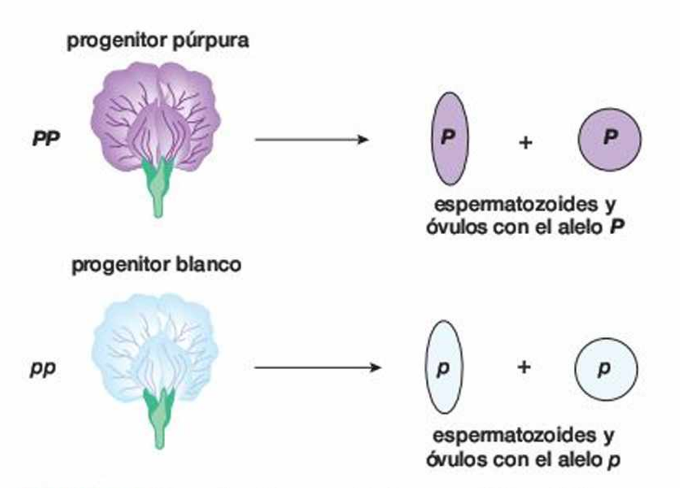


FIGURA 12-8 Gametos de guisantes homocigóticos de flores color púrpura y blanco

Se producen los descendientes híbridos F_1 cuando espermatozoides con el alelo *P* fecundan óvulos con el alelo *p* o cuando espermatozoides con el alelo *p* fecundan óvulos con el alelo *P*. En uno u otro caso, los descendientes son *Pp*. Puesto que P es dominante respecto a *p*, todos los descendientes son púrpura (**FIGURA 12-9**):

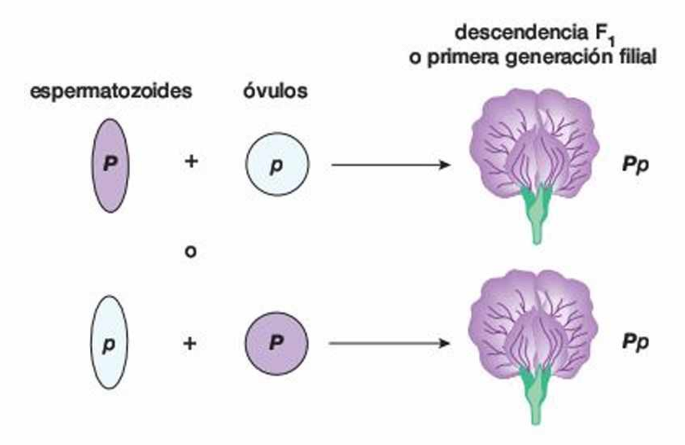


FIGURA 12-9 Combinaciones de gametos que producen descendencia con flores de la primera generación filial o F_1

Cada uno de los gametos producidos por una planta *Pp* heterocigótica tiene la misma probabilidad de recibir ya sea el alelo *P* o el alelo *p*. Es decir, la planta híbrida produce igual número de espermatozoides con el alelo *P* y con el alelo *p* e igual número de óvulos con el alelo *P* y con el alelo *p*. Cuando una planta *Pp* se autopoliniza, cada tipo de espermatozoide tiene la misma probabilidad de fecundar cada tipo de óvulo (**FIGURA 12-10**):

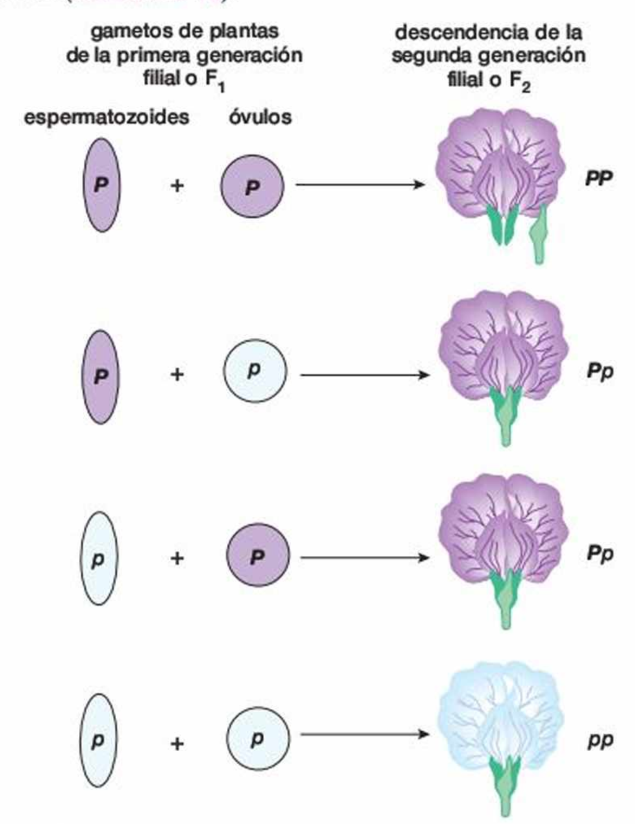


FIGURA 12-10 Combinaciones de gametos que producen descendencia con flores de la segunda generación filial o F_2

Por consiguiente, se producen tres tipos de progenie: *PP, Pp* y *pp*. Los tres tipos se presentan en las proporciones aproximadas de $\frac{1}{4}$ *PP*, $\frac{1}{2}$ *Pp* y $\frac{1}{4}$ *pp*.

La combinación efectiva de alelos que tiene un organismo (por ejemplo, *PP* o *Pp)* es su **genotipo**. Las características del organismo, incluso su aspecto externo, su comportamiento, sus enzimas digestivas, su tipo sanguíneo y cualquier otra característica observable o susceptible de medición constituyen su **fenotipo**. Como hemos visto, las plantas con el genotipo *PP* o *Pp* producen flores de color púrpura. Así, a pesar de tener diferentes genotipos, estas plantas tienen el mismo fenotipo. En consecuencia, la generación F_2 se compone de tres genotipos ($\frac{1}{4}$ *PP*, $\frac{1}{2}$ *Pp* y $\frac{1}{4}$ *pp*), pero sólo dos fenotipos ($\frac{3}{4}$ púrpura y $\frac{1}{4}$ blanco).

La "contabilidad genética" permite predecir los genotipos y fenotipos de la descendencia

El **método del cuadro de Punnett**, llamado así en honor de un famoso genetista de principios del siglo XX, R. C. Punnett, es un procedimiento práctico para predecir los genotipos y fenotipos de la descendencia. La **FIGURA 12-11** muestra cómo usar

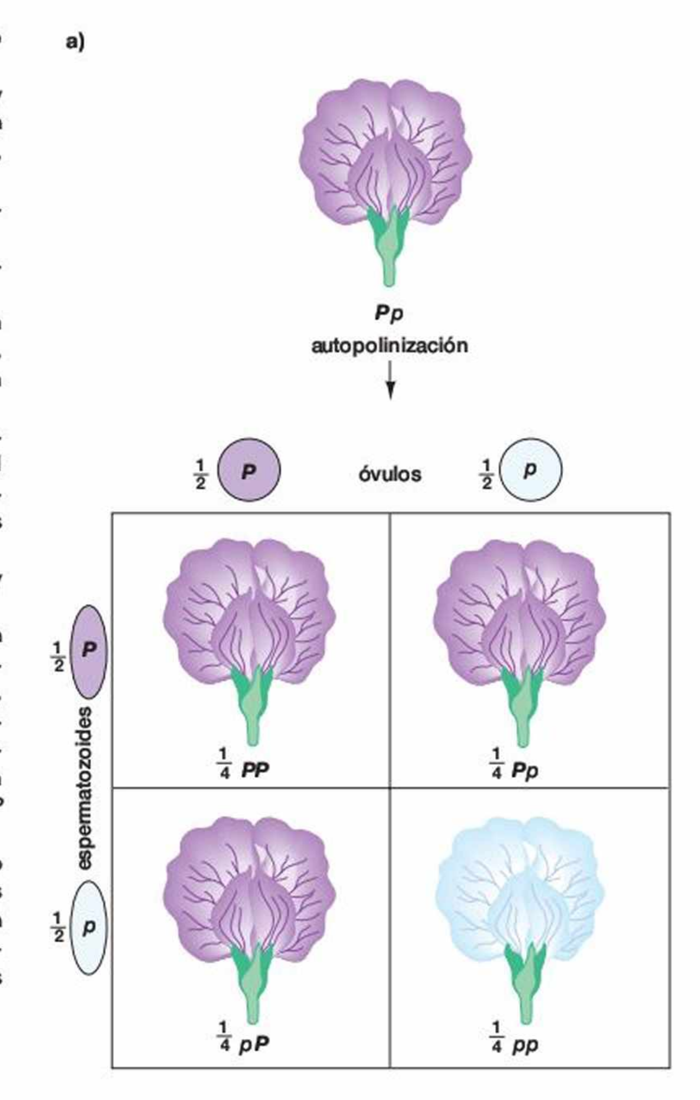


FIGURA 12-11 Determinación del resultado de la cruza de un solo rasgo

a) El método del cuadro de Punnett permite predecir los genotipos y los fenotipos de cruzas específicas; en este ejemplo se aplica a una cruza entre plantas que son heterocigóticas respecto a un solo rasgo, el color de la flor.

1. Se asignan letras a los diferentes alelos; se utilizan mayúsculas para los dominantes y minúsculas para los recesivos.

2. Se determinan todos los tipos de gametos genéticamente diferentes que los progenitores macho y hembra pueden producir.

3. Se traza el cuadro de Punnett; cada fila y columna se rotulan con uno de los genotipos posibles de los espermatozoides y los óvulos, respectivamente. (Se incluyeron las fracciones de estos genotipos en cada rótulo).

4. Se indica el genotipo de la descendencia de cada cuadro combinando el genotipo del espermatozoide de su fila con el genotipo del óvulo de su columna. (Se multiplica la fracción de los espermatozoides de cada tipo indicada en el rótulo de la fila por la fracción de los óvulos de cada tipo indicada en el encabezado de la columna).

5. Se cuenta el número de descendientes con cada genotipo. (Hay que advertir que *Pp* es igual que *pP*).

6. Se convierte el número de descendientes de cada genotipo a una fracción del número total de descendientes. En este ejemplo, de cuatro fecundaciones se predice que sólo una producirá el genotipo *pp*, por lo cual se pronostica que $\frac{1}{4}$ del número total de descendientes resultantes de esta cruza serán blancos. Para calcular las fracciones fenotípicas, se suman las fracciones de los genotipos que producirían un fenotipo determinado. Por ejemplo, producen flores púrpura $\frac{1}{4}$ *PP* + $\frac{1}{4}$ *Pp* + $\frac{1}{4}$ *pP*, esto es, $\frac{3}{4}$ de los descendientes.

b) La teoría de la probabilidad también permite predecir el resultado de la cruza de un solo rasgo. Se determinan las fracciones de óvulos y espermatozoides de cada genotipo, y se multiplican para calcular la fracción de la descendencia de cada genotipo. Cuando dos genotipos producen el mismo fenotipo (por ejemplo, *Pp* y *pP*), se suman las fracciones de cada genotipo para determinar la fracción fenotípica.

b)

espermatozoides		óvulos		genotipos de la descendencia	proporción genotípica (1:2:1)	proporción fenotípica (3:1)
1/2 P	×	1/2 P	=	1/4 PP	1/4 PP	3/4 púrpura
1/2 P	×	1/2 p	=	1/4 Pp	2/4 Pp	
1/2 p	×	1/2 P	=	1/4 pP		
1/2 p	×	1/2 p	=	1/4 pp	1/4 pp	1/4 blanco

un cuadro de Punnett para determinar la proporción de descendientes que nacen de la autopolinización de una flor que es heterocigótica en cuanto a color (o las proporciones de la descendencia que resulta de dos organismos que son heterocigóticos respecto a una característica individual). Esta figura también incluye las fracciones que permiten calcular los mismos resultados con base en la teoría de la probabilidad. Al utilizar estas técnicas de "contabilidad genética", no debemos olvidar que, en un experimento real, los descendientes nacerán sólo *aproximadamente* en las proporciones que se predicen. Examinemos un ejemplo. Sabemos que cada vez que se concibe un bebé, existe una probabilidad de 50:50 de que sea niño o niña. Sin embargo, muchas familias con dos hijos no tienen un niño y una niña. La proporción de 50:50 de niños a niñas se presenta sólo cuando promediamos los géneros de los hijos en muchas familias.

La hipótesis de Mendel sirve para predecir el resultado de nuevos tipos de cruzas de rasgos individuales

A estas alturas seguramente ya habrás reconocido que Mendel aplicó el método científico, observaba los resultados y formulaba una hipótesis con base en ellos. Pero el método

científico incluye otro paso fundamental: usar la hipótesis para predecir los resultados de otros experimentos, y ver si éstos la respaldan o la refutan. Por ejemplo, si las flores híbridas de la F_1 tenían un alelo del color púrpura y un alelo del color blanco (*Pp*), entonces Mendel podía predecir el resultado de cruzar estas plantas con genotipo *Pp* con plantas blancas homocigóticas recesivas (*pp*). ¿Podrías hacerlo? Mendel pronosticó que habría el mismo número de descendientes con genotipo *Pp* (púrpura) y con genotipo *pp* (blancos) y esto es precisamente lo que sucedió.

Los experimentos de este tipo también tienen usos prácticos. La fertilización cruzada de un individuo con un fenotipo dominante (en este caso, una flor púrpura), pero de genotipo desconocido, con un individuo homocigoto recesivo (una flor blanca) prueba si el organismo con el fenotipo dominante es homocigoto o heterocigoto; por eso se llama **cruza de prueba** (FIGURA 12-12). Cuando se cruza con un homocigoto recesivo (*pp*), un homocigoto dominante (*PP*) produce sólo descendientes fenotípicamente dominantes, mientras que un heterocigoto dominante (*Pp*) tiene descendientes con fenotipos tanto dominantes como recesivos en proporción de 1:1.

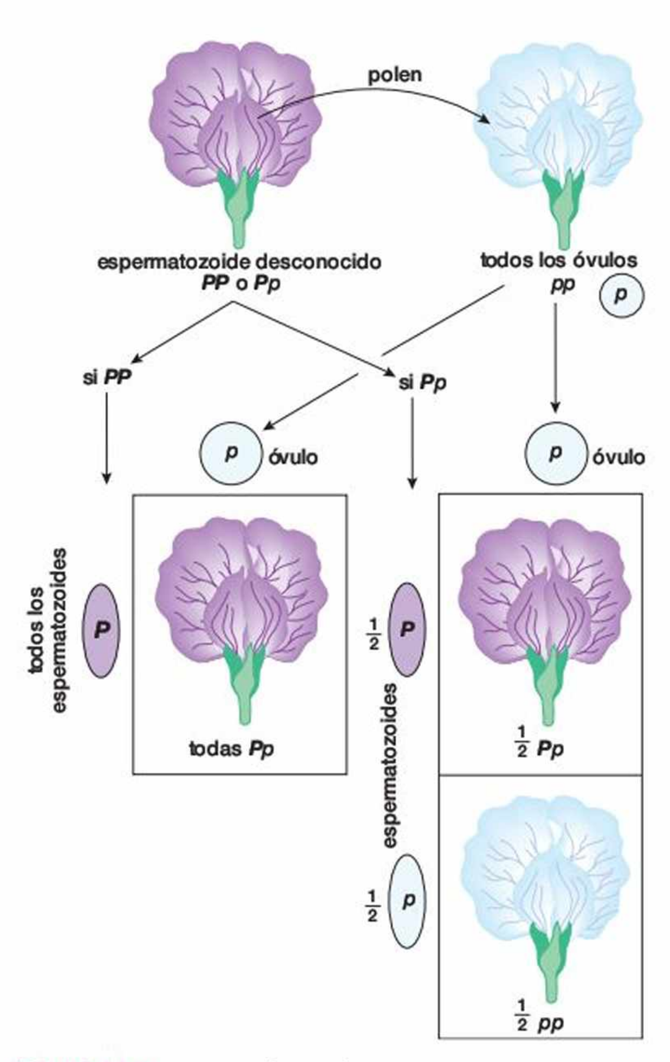


FIGURA 12-12 **La cruza de prueba**

12.4 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS RASGOS MÚLTIPLES?

Mendel planteó la hipótesis de que los rasgos se heredan de forma independiente

Después de identificar las modalidades de la herencia de rasgos individuales, Mendel se dedicó a estudiar la cuestión más compleja de los rasgos múltiples en las plantas de guisantes (FIGURA 12-13). Mendel comenzó por cruzar plantas que diferían en dos rasgos: por ejemplo, color de la semilla (amarillo o verde) y la forma de ésta (lisa o rugosa). Con base en los resultados de otras cruzas de plantas con estos rasgos, Mendel ya sabía que el alelo liso del gen de la forma de la semilla (*S*) es dominante respecto al alelo rugoso (*s*). Además, el alelo amarillo del gen del color de la semilla (*Y*) es dominante respecto al alelo verde (*y*). Mendel cruzó una planta de raza pura con semillas lisas y amarillas (*SSYY*) con una planta de raza pura con semillas rugosas y verdes (*ssyy*). Todas las descendientes de la F_1, por lo tanto, eran genotípicamente *SsYy*. Además, todas tenían el mismo fenotipo: semillas lisas y amarillas. Al permitir la autopolinización de estas plantas de la F_1, Mendel encontró que la generación F_2 consistía en 315 plantas con semillas lisas y amarillas, 101 con semillas rugosas y amarillas, 108 con semillas lisas y verdes, y 32 con semillas rugosas y verdes: una proporción de aproximadamente 9:3:3:1. Las generaciones F_2 obtenidas de otras cruzas de gametos heterocigóticos respecto a dos rasgos tuvieron proporciones fenotípicas similares.

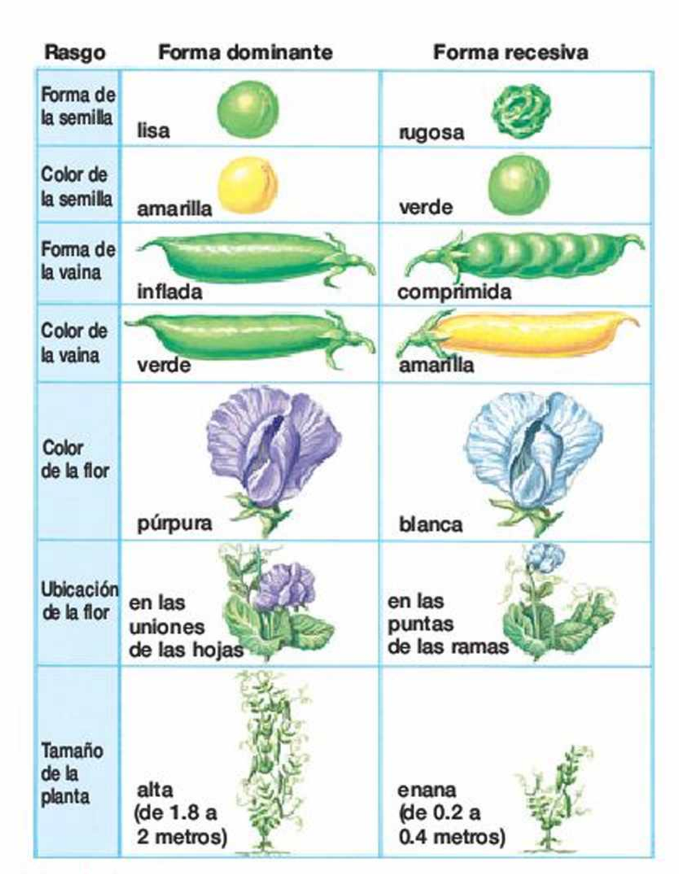


FIGURA 12-13 **Rasgos de las plantas de guisantes que estudió Mendel**

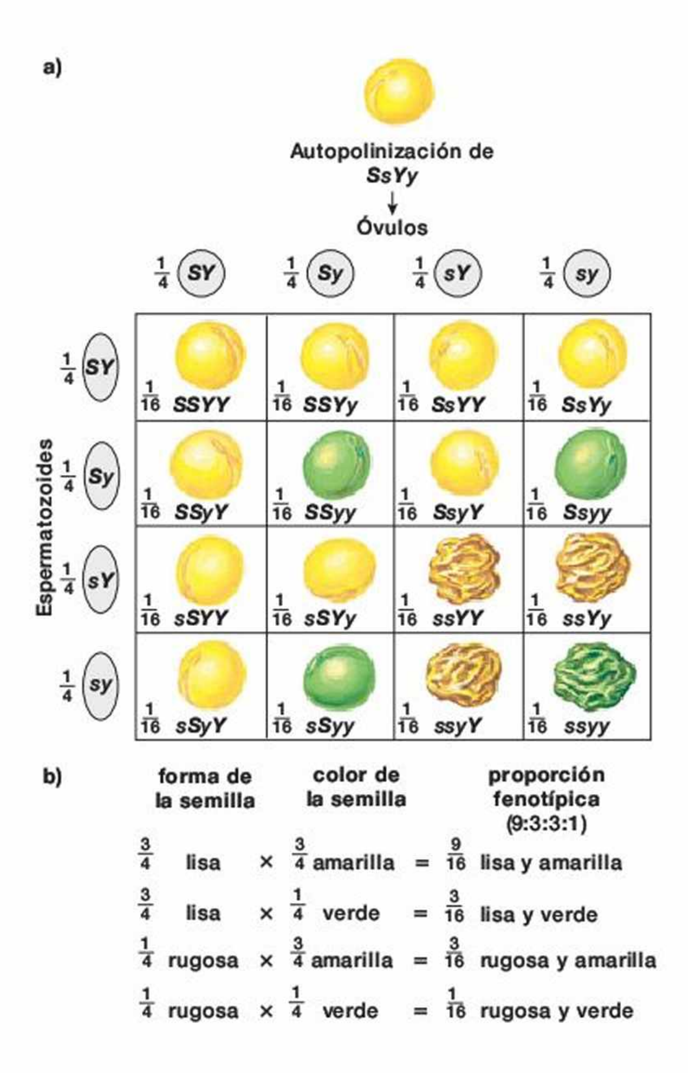


FIGURA 12-14 Predicción de genotipos y fenotipos de una cruza entre gametos heterocigóticos respecto a dos rasgos
En las semillas de guisante el color amarillo (*Y*) es dominante con respecto al verde (*y*), y la forma lisa (*S*) es dominante con respecto a la rugosa (*s*). ***a)*** Análisis del cuadro de Punnett. En esta cruza un individuo heterocigótico respecto a ambos rasgos se autopoliniza. Observa que el cuadro de Punnett predice tanto las frecuencias de las combinaciones de rasgos ($\frac{9}{16}$ de semillas amarillas lisas, $\frac{3}{16}$ de semillas verdes lisas, $\frac{3}{16}$ de semillas amarillas rugosas y $\frac{1}{16}$ de semillas verdes rugosas) y las frecuencias de rasgos individuales ($\frac{3}{4}$ de semillas amarillas, $\frac{1}{4}$ de semillas verdes, $\frac{3}{4}$ de semillas lisas y $\frac{1}{4}$ de semillas rugosas). ***b)*** La teoría de la probabilidad establece que la probabilidad de dos eventos independientes es el producto (multiplicación) de sus probabilidades individuales. La *forma* de la semilla es independiente del *color* de ésta. Por consiguiente, al multiplicar estas probabilidades independientes de los genotipos o fenotipos por cada rasgo se obtienen las frecuencias pronosticadas para los genotipos o fenotipos combinados de la descendencia. Estas proporciones son idénticas a las que se obtienen con el cuadro de Punnett. **EJERCICIO Utiliza los cuadros de Punnett para determinar si el genotipo de una planta con semillas lisas y amarillas puede revelarse mediante una cruza de prueba con una planta de semillas verdes y rugosas.**

Podemos explicar estos resultados si los genes del color y de la forma de las semillas se heredan de forma independiente uno de otro y no se influyen mutuamente durante la formación de los gametos. Si es así, entonces, respecto a cada rasgo, $\frac{3}{4}$ de los descendientes deberían mostrar el fenotipo dominante y $\frac{1}{4}$ debería manifestar el fenotipo recesivo. Este resultado fue precisamente lo que Mendel observó. Había 423 plantas con semillas lisas (de uno u otro color) y 133 con semillas rugosas (aproximadamente una proporción de 3:1); en este mismo grupo de plantas había 416 con semillas amarillas (de una u otra forma) y 140 con semillas verdes (de nuevo una proporción aproximada de 3:1). La **FIGURA 12-14** muestra cómo se usa un cuadro de Punnett o un cálculo de probabilidades para determinar el resultado de una cruza entre organismos que son heterocigóticos respecto a dos rasgos, y cómo se combinan dos proporciones independientes de 3:1 para dar una proporción global de 9:3:3:1.

La herencia independiente de dos o más rasgos distintivos es lo que se conoce como la **ley de distribución independiente**, la cual establece que los alelos de un gen pueden distribuirse en los gametos de forma independiente respecto a los alelos de otros genes. La distribución independiente ocurre cuando los rasgos que se estudian son controlados por genes en diferentes pares de cromosomas homólogos. ¿Por qué? Recuerda que en el capítulo 11 examinamos el movimiento de los cromosomas durante la meiosis. Cuando los cromosomas homólogos apareados se alinean durante la metafase I, se determina aleatoriamente cuál homólogo "mira" hacia qué polo de la célula, y la orientación de un par homólogo no influye en los demás pares. Así, cuando los homólogos se separan durante la anafase I, el alelo de un gen en un par homólogo 1 que se mueve hacia el "norte" no afecta qué alelo de un gen en el par homólogo 2 se mueve hacia el "norte", es decir, los alelos de los genes de diferentes cromosomas se distribuyen o segregan de manera independiente (**FIGURA 12-15**).

En un mundo no preparado, el genio podría pasar inadvertido

Gregor Mendel presentó en 1865 los resultados de sus experimentos acerca de la herencia ante la Sociedad Brünn para el Estudio de las Ciencias Naturales y los publicó el año siguiente. Pero este documento no señaló el nacimiento de la genética; de hecho, no tuvo repercusiones en el estudio de la biología durante la vida del autor. Los experimentos de Mendel, que al paso del tiempo dieron origen a una de las teorías científicas más importantes de toda la biología, simplemente desaparecieron de la escena. Al parecer, fueron muy pocos los biólogos que leyeron su artículo y quienes sí lo hicieron no reconocieron su trascendencia.

No fue sino hasta 1900 cuando tres biólogos, Carl Correns, Hugo de Vries y Erich Tschermak, trabajando de forma independiente y sin conocer la obra de Mendel, descubrieron de nuevo los principios de la herencia. Sin duda, estos investigadores sufrieron una gran decepción cuando, al revisar las publicaciones científicas sobre el tema, antes de publicar sus resultados, encontraron que Mendel se les había adelantado por más de 30 años. Un hecho a su favor fue que reconocieron públicamente la importante obra del monje agustino, quien había muerto en 1884.

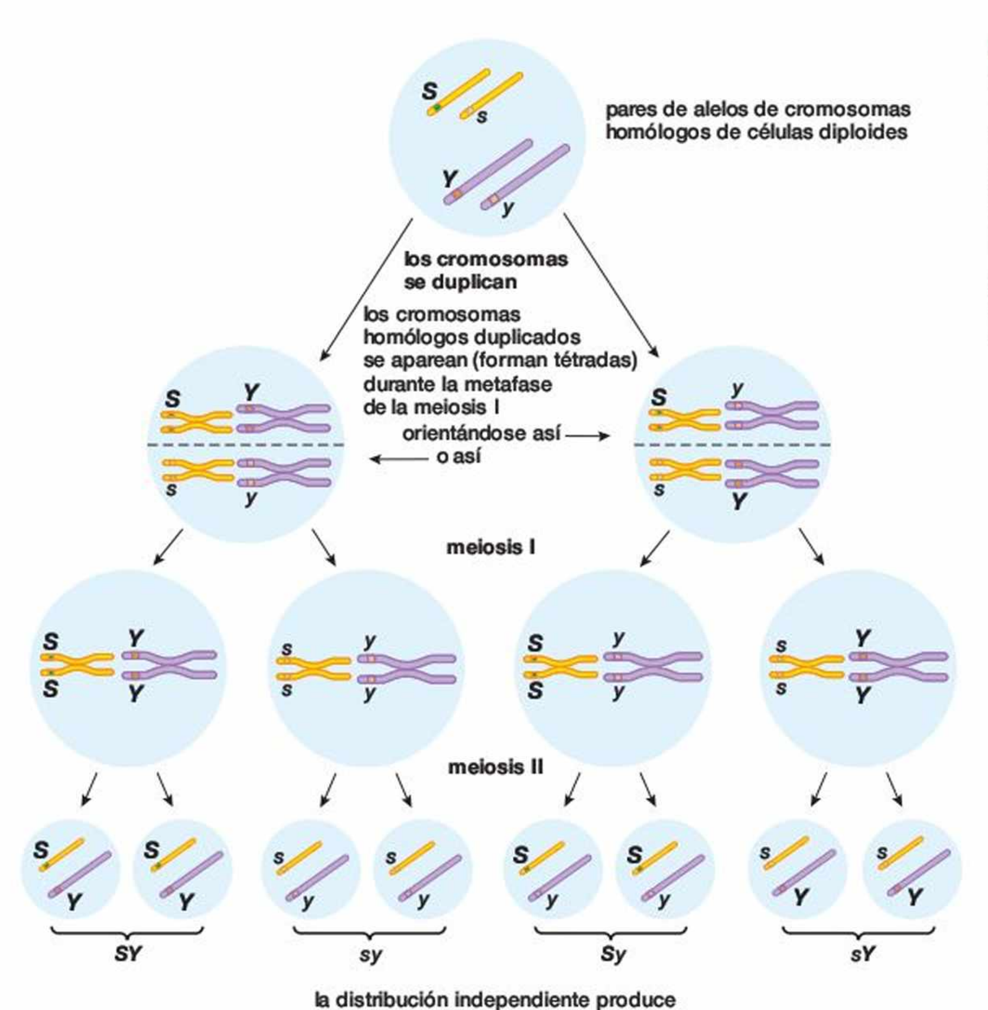


FIGURA 12-15 Distribución independiente de los alelos
Los movimientos de los cromosomas durante la meiosis producen la distribución independiente de los alelos de dos genes diferentes. Cada combinación de alelos tiene la misma probabilidad de presentarse. Por lo tanto, una planta F1 produciría gametos en las proporciones previstas: $\frac{1}{4}$ *SY*, $\frac{1}{4}$ *sy*, $\frac{1}{4}$ *sY* y $\frac{1}{4}$ *Sy*.

12.5 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS GENES LOCALIZADOS EN UN MISMO CROMOSOMA?

Gregor Mendel no tenía idea acerca de la naturaleza física de los genes o los cromosomas. Sólo tiempo después, cuando los científicos descubrieron que los cromosomas son los vehículos de la herencia, se supo que hay muchos más rasgos (y, por consiguiente, muchos más genes) que cromosomas. Como recordarás del capítulo 11, los genes son partes de los cromosomas y cada cromosoma contiene muchos genes. Este hecho tiene importantes implicaciones para la herencia.

Los genes que están en un mismo cromosoma tienden a heredarse juntos

Si los cromosomas se distribuyen de forma independiente durante la meiosis I, entonces sólo los genes que están en *diferentes cromosomas* se distribuirían independientemente en los gametos. En cambio, los genes que están en el *mismo cromosoma* tienden a heredarse juntos. El **ligamiento** genético es la herencia de ciertos genes en grupo porque están en el mismo cromosoma. Uno de los primeros pares de genes ligados que se descubrieron se encontró en el guisante dulce, una especie diferente del jardín de Mendel. En el guisante dulce el gen del color de la flor y el gen de la forma del grano de polen están en el mismo cromosoma; por eso, los alelos de estos genes normalmente se distribuyen *juntos* en los gametos durante la meiosis y, en consecuencia, se heredan juntos.

Consideremos una planta heterocigótica de guisantes dulces con flores púrpura y polen largo. Sus cromosomas se muestran en la **FIGURA 12-16**:

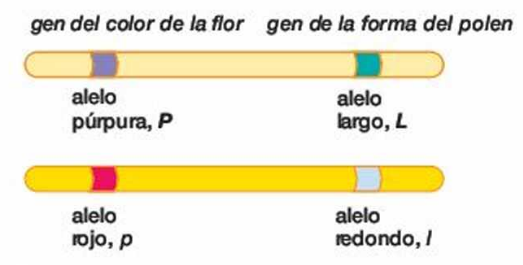


FIGURA 12-16 Cromosomas homólogos del guisante dulce, con sus genes del color de la flor y de la forma del polen

Hay que advertir que el alelo púrpura del gen del color de la flor y el alelo largo del gen de la forma del polen están en un mismo cromosoma homólogo. El alelo rojo del gen del co-

lor de la flor y el alelo redondo del gen de la forma del polen están en el otro homólogo. Así, los gametos producidos por esta planta de guisante dulce tendrán probablemente *ya sea* los alelos púrpura y largo *o* los alelos rojo y redondo. Esta modalidad de herencia infringe la ley de distribución independiente, porque los alelos del color de la flor y de la forma del polen *no* se segregan de forma independiente unos de otros en los gametos, sino que tienden a permanecer juntos durante la meiosis.

La recombinación crea nuevas combinaciones de alelos ligados

Aunque *tienden* a heredarse conjuntamente, los genes que están en un mismo cromosoma *no siempre* se mantienen juntos. Por ejemplo, en la cruza del guisante dulce que acabamos de describir, por lo común la generación F_2 incluye algunas plantas en las que los genes del color de la flor y de la forma del polen se heredan como si no estuvieran ligados. Es decir, algunas de las plantas descendientes tendrán flores púrpura y polen redondo, y otras tendrán flores rojas y polen largo. ¿Cómo sucede esto?

Como vimos en el capítulo 11, durante la profase I de la meiosis los cromosomas homólogos en ocasiones intercambian segmentos, un proceso conocido como **entrecruzamiento** (véase la figura 11-22). En la mayoría de los cromosomas, por lo menos un intercambio entre cada par de cromosomas homólogos ocurre durante cada división celular meiótica. El intercambio de segmentos correspondientes de DNA durante el entrecruzamiento produce nuevas combinaciones de alelos en ambos cromosomas homólogos. Después, cuando los cromosomas homólogos se separan en la anafase I, los cromosomas que recibe cada célula haploide hija tendrán juegos de alelos diferentes de los de la célula madre.

El entrecruzamiento durante la meiosis explica la aparición de nuevas combinaciones de alelos que anteriormente estaban ligados. Regresemos a nuestra planta de guisante dulce, esta vez durante las etapas iniciales de la meiosis I, cuando los cromosomas ya se han duplicado y los cromosomas homólogos se aparean (**FIGURA 12-17**):

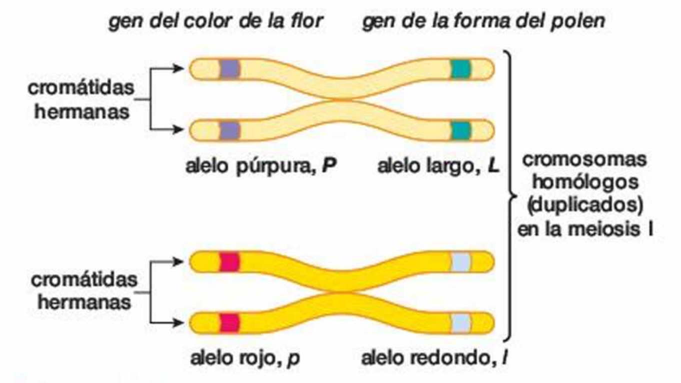


FIGURA 12-17 Cromosomas homólogos duplicados del guisante dulce

Cada cromosoma homólogo tendrá una o más regiones donde se efectúa un entrecruzamiento. Imaginemos que ocurre un entrecruzamiento entre los genes del color de la flor y de la forma del polen (**FIGURA 12-18**):

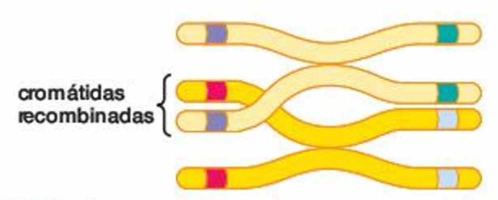


FIGURA 12-18 Entrecruzamiento entre cromosomas homólogos del guisante dulce

En la anafase I los cromosomas homólogos separados tienen esta composición de genes (**FIGURA 12-19**):

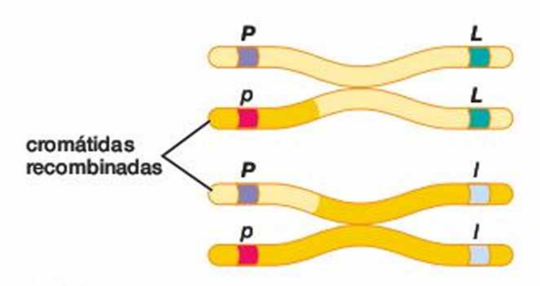


FIGURA 12-19 Los resultados del entrecruzamiento en cromosomas homólogos duplicados del guisante dulce

A continuación se distribuyen cuatro tipos de cromosomas a las células haploides hijas durante la meiosis II (**FIGURA 12-20**):

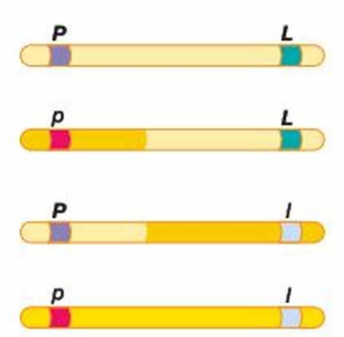


FIGURA 12-20 Cromosomas homólogos del guisante dulce después de la separación en la anafase II de la meiosis

De esta forma, se producen algunos gametos con cada una de las cuatro configuraciones cromosómicas: *PL* y *pl* (los tipos originales de los progenitores), y *Pl* y *pL* (cromosomas recombinados). Mediante el intercambio de DNA entre cromosomas homólogos, esta **recombinación genética** crea nuevas combinaciones de alelos. Si un espermatozoide con un cromosoma *Pl* fertiliza un óvulo con un cromosoma *pl*, la planta resultante tendrá flores de color púrpura (*Pp*) y polen redondo (*ll*). Si un espermatozoide con un cromosoma *pL* fertiliza un óvulo con un cromosoma *pl*, la planta resultante tendrá flores rojas (*pp*) y polen largo (*Ll*).

No es de sorprender que cuanto más alejados estén los genes en un cromosoma, es más probable que entre ellos se realice el entrecruzamiento. De hecho, si dos genes están realmente alejados, el entrecruzamiento se realiza tan a menudo que parecen estar distribuidos de manera independien-

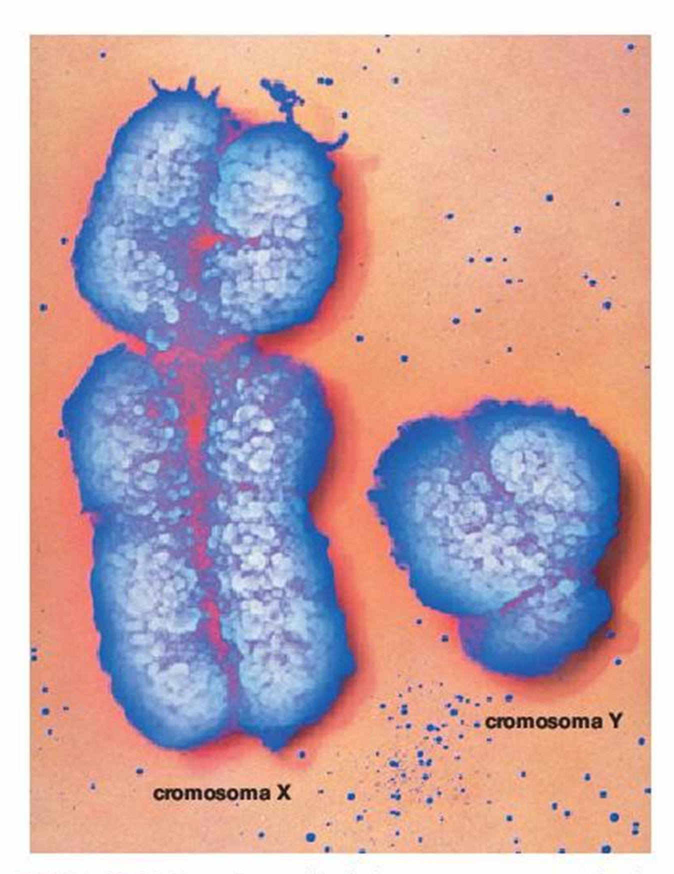


FIGURA 12-21 Fotomicrografía de los cromosomas sexuales humanos
Observa el reducido tamaño del cromosoma Y, que contiene relativamente pocos genes.

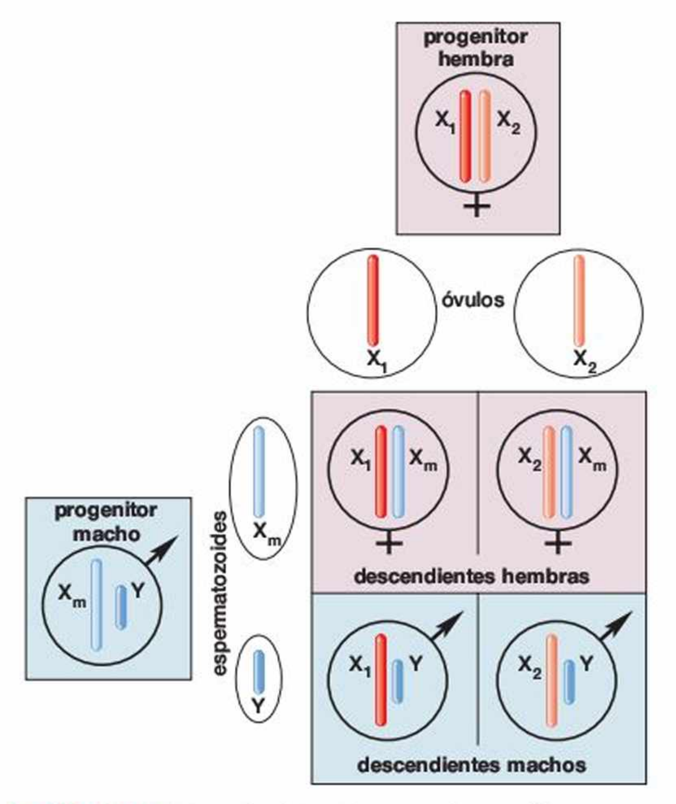


FIGURA 12-22 Determinación del sexo en los mamíferos
Los descendientes machos reciben su cromosoma Y del padre; los descendientes hembras reciben el cromosoma X del padre (identificado como X_m). Todos los descendientes, tanto machos como hembras, reciben un cromosoma X (ya sea X_1 o X_2) de la madre.

te, tanto como si estuvieran en diferentes cromosomas. Cuando Gregor Mendel descubrió la distribución independiente, no sólo fue ingenioso y hábil, sino también afortunado. Los siete rasgos que estudió estaban controlados por genes presentes en sólo cuatro diferentes cromosomas; observó la distribución independiente porque los genes que se encontraban en el mismo cromosoma estaban alejados.

12.6 ¿CÓMO SE DETERMINA EL SEXO Y CÓMO SE HEREDAN LOS GENES LIGADOS A LOS CROMOSOMAS SEXUALES?

En los mamíferos y en muchos insectos, los machos tienen igual número de cromosomas que las hembras, pero un "par", el de los **cromosomas sexuales**, es muy diferente no sólo en apariencia sino también en composición genética. Las hembras tienen dos cromosomas sexuales idénticos, llamados *cromosomas X,* en tanto que los machos tienen un cromosoma X y un *cromosoma Y* (FIGURA 12-21). Aunque el cromosoma Y normalmente tiene un número mucho menor de genes que el cromosoma X, una parte pequeña de ambos cromosomas sexuales es homóloga. En consecuencia, los cromosomas X y Y se aparean durante la profase de la meiosis I y se separan durante la anafase I. Todos los demás cromosomas, que se presentan en pares de aspecto idéntico tanto en los machos como en las hembras, reciben el nombre de **autosomas**. El número total de cromosomas varía enormemente entre las distintas especies, pero siempre hay un solo par de cromosomas sexuales.

Para los organismos en los cuales los machos son XY y las hembras XX, el cromosoma sexual que contienen los espermatozoides determina el sexo de la descendencia (FIGURA 12-22). Durante la espermatogénesis, los cromosomas sexuales se separan y cada espermatozoide recibe un cromosoma X o un cromosoma Y (más un miembro de cada par de los autosomas). Los cromosomas sexuales también se separan durante la formación del óvulo, pero como las hembras tienen dos cromosomas X, cada óvulo recibe un cromosoma X (junto con un miembro de cada par de los autosomas). El descendiente será macho si un espermatozoide con cromosoma Y fertiliza al óvulo, y será hembra si un espermatozoide con cromosoma X fertiliza al óvulo.

Los genes ligados a los cromosomas sexuales se encuentran sólo en el cromosoma X o sólo en el cromosoma Y

Se dice que los genes que están presentes en un cromosoma sexual, pero no en el otro, están **ligados a los cromosomas sexuales**. En muchos animales, el cromosoma Y tiene sólo unos cuantos genes. En los humanos, el cromosoma Y contiene unas cuantas docenas de genes, muchos de los cuales desempeñan un papel en la masculinidad. En contraste, el cromosoma X contiene más de 1000 genes, pocos de los cuales tienen un papel específico en la reproducción de rasgos femeninos. La mayoría de ellos, que no tienen su equivalente en el cromosoma Y, codifican rasgos que son importantes en ambos sexos, como la visión del color, la coagulación de la sangre y

ciertas proteínas estructurales de los músculos. Las hembras, puesto que tienen dos cromosomas X, pueden ser homocigóticas o heterocigóticas respecto a los genes del cromosoma X; y entre los alelos se expresarán relaciones dominantes contra recesivas. Los machos, en cambio, deben expresar plenamente todos los alelos de su único cromosoma X, sin importar si son dominantes o recesivos. Por esta razón, en los seres humanos la mayor parte de los casos de rasgos recesivos codificados por genes del cromosoma X —como el daltonismo, la hemofilia y ciertos tipos de distrofia muscular— se presentan en varones. Volveremos a este concepto más adelante en este mismo capítulo.

¿Cómo influye el ligamiento a los cromosomas sexuales en la herencia? Examinemos el primer ejemplo de ligamiento a los cromosomas sexuales que se descubrió: la herencia del color de los ojos en la mosca de la fruta *Drosophila*. Como estas moscas son pequeñas, se reproducen con rapidez, son fáciles de criar en el laboratorio y tienen pocos cromosomas, han sido sujetos idóneos de los estudios sobre genética durante más de un siglo. Normalmente, la *Drosophila* tiene ojos rojos. A principios del siglo XX, unos investigadores del laboratorio de Thomas Hunt Morgan de la Universidad de Columbia descubrieron una mosca macho con ojos blancos. En el experimento se apareó este macho de ojos blancos con una hembra de ojos rojos de raza pura. Toda la descendencia resultante fue de moscas de ojos rojos, lo que sugiere que el color blanco de los ojos (*r*) es recesivo respecto al rojo (*R*). Sin embargo, la generación F_2 resultó una sorpresa: había casi el mismo número de machos de ojos rojos y machos de ojos blancos, ¡pero ninguna hembra tenía los ojos blancos! Una cruza de prueba de las hembras de ojos rojos de la F_1 con el macho de ojos blancos original produjo aproximadamente el mismo número de machos y hembras con ojos rojos y ojos blancos.

A partir de estos datos, ¿podrías deducir cómo se hereda el color de los ojos? Morgan formuló la brillante hipótesis de que *el gen del color de los ojos debe estar en el cromosoma X y que el cromosoma Y no tiene un gen correspondiente* (**FIGURA 12-23**). En la generación F_1 los descendientes tanto machos como hembras recibieron un cromosoma X, con su alelo *R* de ojos rojos, de su madre. Los machos F_1 recibieron un cromosoma Y de su padre sin alelo de color de ojos, de manera que los machos tenían un genotipo *R*- y el fenotipo de ojos rojos. (En este caso, "-" indica que el cromosoma Y carece del gen de color de ojos). Las hembras de la F_1 recibieron el cro-

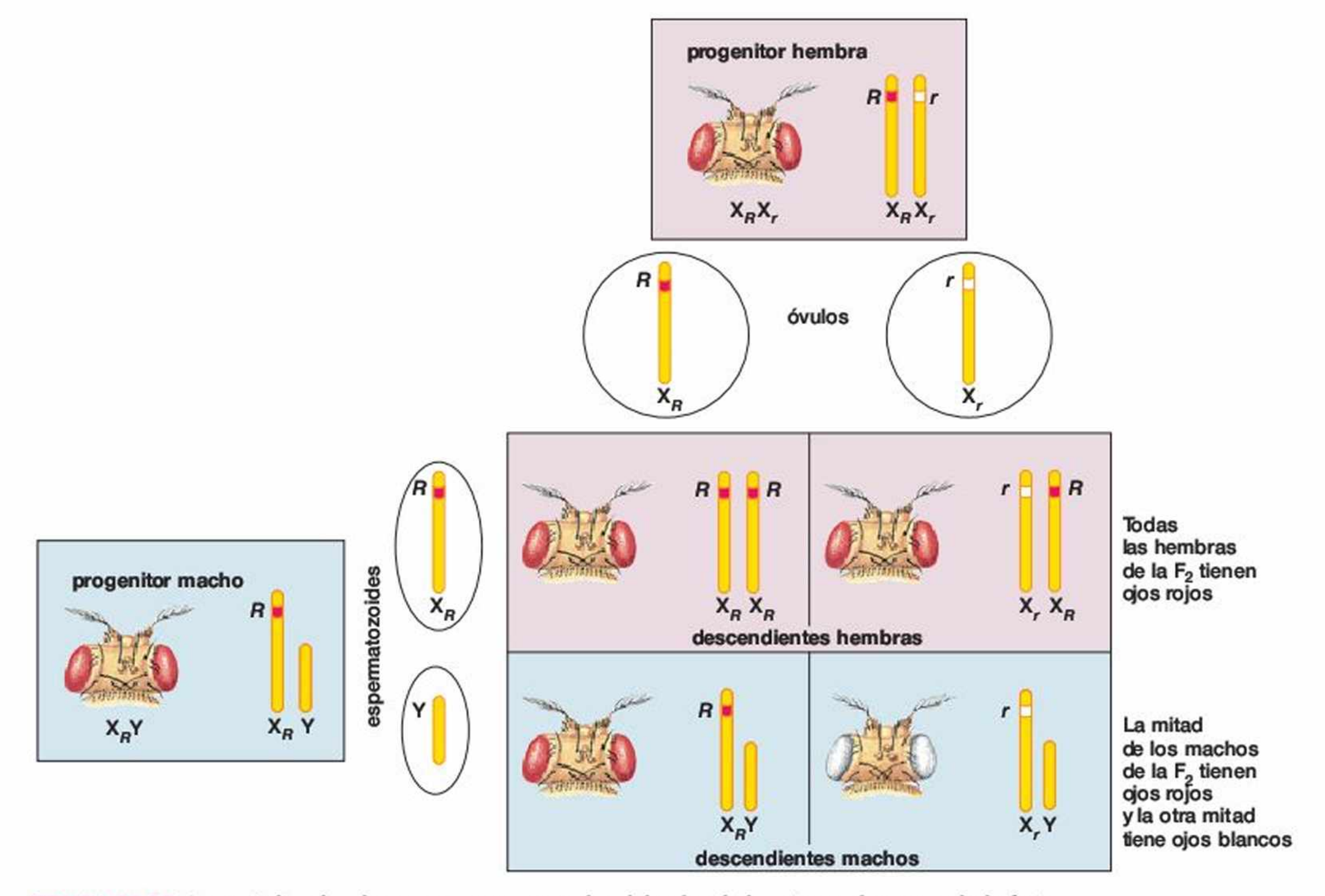


FIGURA 12-23 Herencia ligada a los cromosomas sexuales del color de los ojos en la mosca de la fruta
El gen del color de ojos se localiza en el cromosoma X; el cromosoma Y *no* contiene un gen de color de ojos. El color rojo (*R*) es un rasgo dominante con respecto al blanco (*r*). Cuando un macho de ojos blancos se aparea con una hembra homocigótica de ojos rojos, todos los descendientes tienen ojos rojos: las hembras de la F_1 son heterocigóticas, pues reciben el alelo *r* del padre y el alelo *R* de la madre, mientras que los machos reciben únicamente el alelo *R* de la madre. En la generación F_2 el único alelo *R* del progenitor macho de la F_1 se transmite a sus hijas, por lo que todas las hembras que integran la generación F_2 tendrán ojos rojos. Los hijos de la F_2 reciben un cromosoma Y del padre y el alelo *R* o el alelo *r* en el cromosoma X de su madre, de manera que la mitad de ellos tendrán ojos blancos y la otra mitad tendrá ojos rojos.

mosoma X del padre con su alelo *r*, por lo que las hembras tenían un genotipo *Rr* y el fenotipo de ojos rojos. Por consiguiente, todos los descendientes, tanto machos como hembras, tenían ojos rojos.

La cruza de dos moscas de la F_1, *R*– × *Rr*, dio por resultado una generación F_2 con la distribución de cromosomas que se muestra en la figura 12-23. Todas las hembras de la F_2 recibieron un cromosoma X de su progenitor macho de la F_1, con su alelo *R*; por consiguiente, tenían ojos rojos. Todos los machos de la F_2 heredaron su único cromosoma X de su madre F_1 que era heterocigótica respecto al color de los ojos (*Rr*). Por lo tanto, los machos de la F_2 tenían una probabilidad de 50:50 de recibir un cromosoma X con el alelo *R* o uno con el alelo *r*. *Sin un gen correspondiente en el cromosoma Y, los machos de la F_2 mostraban el fenotipo determinado por el alelo del cromosoma X.* En consecuencia, la mitad de los machos de la F_2 tenían ojos rojos y la otra mitad, ojos blancos.

12.7 ¿LAS LEYES MENDELIANAS DE LA HERENCIA SE APLICAN A TODOS LOS RASGOS?

Hasta este punto de nuestro análisis de las leyes de la herencia hemos hecho varias suposiciones para simplificar: que cada rasgo está totalmente controlado por un solo gen, que hay sólo dos alelos posibles de cada gen y que un alelo es totalmente dominante respecto al otro alelo, que es recesivo. Sin embargo, la mayoría de los rasgos está sujeta a otras influencias más variadas y sutiles.

Dominancia incompleta: el fenotipo de los heterocigotos es un intermedio entre los fenotipos de los homocigotos

Cuando un alelo es completamente dominante con respecto a otro, los heterocigotos con un alelo dominante tienen el mismo fenotipo que los homocigotos con dos alelos dominantes. Sin embargo, las relaciones entre alelos no siempre son así de sencillas. Cuando el fenotipo heterocigótico es intermedio entre los dos fenotipos homocigóticos, el tipo de herencia recibe el nombre de **dominancia incompleta**. En los humanos la textura del cabello está influida por un gen con dos alelos dominantes incompletos, que llamaremos C_1 y C_2 (**FIGURA 12-24**). Una persona con dos copias del alelo C_1 tiene cabello rizado; dos copias del alelo C_2 producen cabello lacio. Los heterocigotos, con el genotipo C_1 C_2, tienen cabello ondulado. (Véase el capítulo 3 para mayor información acerca de cómo las diferencias en una proteína llamada queratina determinan qué tan rizado es el cabello). Si dos personas con cabello ondulado se casan, tendrán hijos con cualquiera de los tres tipos de cabello, con las siguientes probabilidades: $\frac{1}{4}$ cabello rizado (C_1 C_1), $\frac{1}{2}$ cabello ondulado (C_1 C_2) y $\frac{1}{4}$ cabello lacio (C_2 C_2); véase la figura 12-24.

Un solo gen puede tener múltiples alelos

Los alelos surgen por mutación y el mismo gen de distintos individuos puede sufrir diferentes mutaciones, cada una de las cuales produce un nuevo alelo. Por consiguiente, aunque un *individuo* puede tener cuando mucho dos alelos diferentes, una *especie* tendrá **alelos múltiples** de muchos de sus genes. Un gen del color de los ojos de *Drosophila,* por ejemplo, ¡tiene más de mil alelos! Según la forma como estos alelos se combinen, las moscas de la fruta tendrán ojos de color blanco, amarillo, naranja, rosa, café o rojo. Hay cientos de alelos del síndrome de Marfan y de la fibrosis quística (véase "Investigación científica: Fibrosis quística"), cada uno de los cuales surgió como una nueva mutación.

Los tipos sanguíneos de los seres humanos son otro ejemplo de alelos múltiples de un solo gen, que agrega un giro al patrón de la herencia. Los tipos sanguíneos A, B, AB y O son el resultado de tres alelos diferentes (para simplificar, los designaremos como *A, B* y *o*) de un solo gen que se encuentra en el cromosoma 9. Este gen codifica una glucoproteína específica que se localiza en la superficie de los glóbulos rojos o eritrocitos. Los alelos *A* y *B* codifican dos glucoproteínas específicas (llamaremos a las moléculas resultantes glucoproteínas *A* y *B,* respectivamente). El alelo *o* no codifica para ninguna glucoproteína. Un individuo puede tener uno de los siguientes seis genotipos: *AA, BB, AB, Ao, Bo* u *oo* (**tabla 12-1**). Los alelos *A y B* son dominantes respecto al *o*. Por consiguiente, los individuos con genotipo *AA* o *Ao* tienen sólo glucoproteínas del tipo A y su sangre es del tipo A. Los individuos con genotipo *BB* o *Bo* tienen sólo glucoproteínas del tipo B y su sangre es del tipo B. Los individuos homocigóticos recesivos *oo* carecen de ambos tipos de glucoproteínas y tienen sangre de tipo O. En los individuos con tipo sanguíneo AB, ambas enzimas están presentes, por lo que las membra-

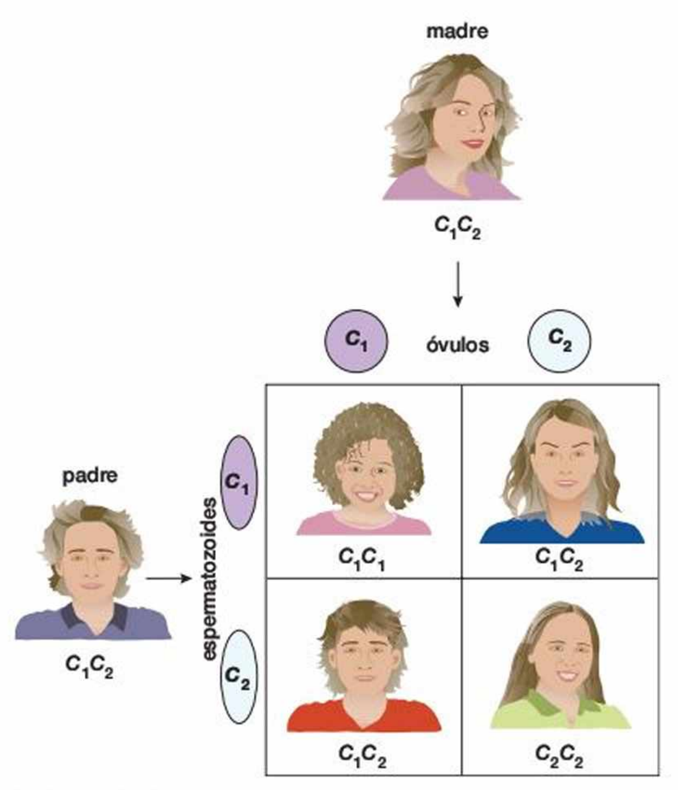


FIGURA 12-24 Dominancia incompleta
La herencia de la textura del cabello en los humanos es un ejemplo de dominancia incompleta. En tales casos, utilizamos letras mayúsculas para ambos alelos, C_1 y C_2. Los homocigóticos tendrán cabello rizado (C_1 C_1) o cabello lacio (C_2 C_2). Los heterocigóticos (C_1 C_2) tendrán cabello ondulado. Los hijos de un hombre y una mujer, ambos con cabello ondulado, tendrán cabello rizado, lacio u ondulado en la razón aproximada de $\frac{1}{4}$ ondulado: $\frac{1}{2}$ ondulado: $\frac{1}{4}$ lacio.

Cuidado con aquel niño que, cuando lo besas en la frente, te deja un sabor a sal. Está embrujado y pronto debe morir.

—Frase del dominio público en Inglaterra durante el siglo XVII

Este adagio está basado en una herramienta de diagnóstico extraordinariamente precisa para el trastorno genético recesivo más común en Estados Unidos y Europa: la fibrosis quística. Alrededor de 30,000 estadounidenses, 3,000 canadienses y 20,000 europeos padecen fibrosis quística. La historia de esta enfermedad es una combinación de fisiología, medicina y genética mendeliana y molecular.

Comencemos con el asunto de la frente salada de un niño. El sudor enfría el cuerpo evaporándolo de la piel y, en su mayor parte, está compuesto por agua. Sin embargo, el sudor también contiene gran cantidad de sal (cloruro de sodio) cuando se secreta por primera vez, aproximadamente tanta como hay en la sangre y en el fluido extracelular. Conforme el sudor se mueve a través de los tubos que conectan las células secretoras con la superficie de la piel, la mayor parte de la sal se recicla si la persona está sudando de manera suficientemente lenta. ¿Cómo? Las proteínas de transporte en la membrana plasmática de las células que revisten los tubos extraen del sudor los iones de cloro con carga negativa y los llevan de nuevo al fluido extracelular. Los iones de sodio con carga positiva siguen esa misma trayectoria por atracción eléctrica. La fibrosis quística es causada por proteínas de transporte defectuosas: la sal permanece en el sudor, así que la piel sabe salada.

El sudor salado no es muy dañino, pero, por desgracia, las células que revisten los pulmones tienen las mismas proteínas de transporte. En los pulmones, estas proteínas llevan el cloro hacia la superficie de las vías respiratorias. Como recordarás del capítulo 4, el agua "sigue" los iones por ósmosis, de manera que los iones cloro y sodio hacen que el agua se mueva hacia la superficie de las vías respiratorias. Algunas células en las vías respiratorias también secretan mucosidades. De manera ideal, el agua diluye las mucosidades, de forma que el fluido en las superficies de las vías respiratorias es delgado y acuoso. ¿Por qué importa esto? Las mucosidades atrapan las bacterias y los desechos. Los cilios de las células se encargan de eliminar de los pulmones la mezcla resultante. En la fibrosis quística, el transporte reducido del cloro significa que no mucha agua alcanza la superficie de las vías respiratorias, de manera que la mucosidad es gruesa y los cilios no logran removerla muy bien. La mucosidad obstruye las vías respiratorias y las bacterias permanecen en los pulmones, provocando infecciones frecuentes. Incluso si una persona sobrevive a las infecciones, los pulmones generalmente quedan dañados de manera permanente. La mucosidad también se acumula en el estómago y los intestinos, lo que reduce la absorción de nutrimentos y provoca desnutrición. Antes de que el nivel actual de cuidado médico estuviera disponible, la mayoría de los enfermos de fibrosis quística morían a la edad de cuatro o cinco años; incluso en la actualidad, el promedio de vida es de entre 35 y 40 años.

Las mutaciones en el gen *CFTR*, que codifica las proteínas que transportan el cloro, causan la fibrosis quística. Los investigadores han identificado casi 1000 mutaciones en este gen. Algunas de ellas introducen un codón de terminación a la mitad de la molécula del RNAm, lo que interrumpe la traducción antes de que la proteína de transporte se complete; otras modifican la secuencia de aminoácidos en formas que reducen la rapidez de transporte. La mutación más común evita que la proteína se desplace a través del retículo endoplásmico y el aparato de Golgi hacia la membrana plasmática. En total, un estadounidense de cada 30 presenta una de estas mutaciones.

¿Por qué la fibrosis quística es un rasgo recesivo? Los individuos que son heterocigóticos, con un alelo *CFTR* normal y una copia de alguna de estas mutaciones producen suficientes proteínas CFTR para garantizar un transporte adecuado del cloro. Por consiguiente, son fenotípicamente normales, es decir, producen secreciones acuosas en sus pulmones y no desarrollan fibrosis quística. Una persona con dos alelos defectuosos no tendrá proteínas de transporte de cloro que funcionen adecuadamente y desarrollará la enfermedad.

¿Es posible hacer algo para evitar, curar o controlar los síntomas de la fibrosis quística? Puesto que se trata de un trastorno genético, la única forma de prevenir la enfermedad es evitar el nacimiento de los bebés afectados. Sin embargo, la gente por lo general no sabe si es portadora y, por lo tanto, no sabe si sus hijos podrían heredar la enfermedad. Los tratamientos que reducen el daño a los pulmones incluyen la manipulación física para drenar los pulmones, medicamentos que abren las vías respiratorias (similares a los que se prescriben en los casos de asma) y la administración frecuente, incluso continua, de antibióticos (**FIGURA E12-1**). Por desgracia, estos tratamientos sólo posponen el daño inevitable de los pulmones, intestinos, páncreas y otros órganos.

Esta situación podría cambiar en los próximos años. Actualmente los laboratorios médicos tienen la posibilidad de identificar a los portadores mediante un examen de sangre y a los embriones homocigóticos recesivos mediante el diagnóstico prenatal. Pronto, los niños con fibrosis quística podrían curarse o recibir ayuda de alguna de las diversas terapias génicas que actualmente están en proceso de desarrollo. Hablaremos más de estas aplicaciones de la biotecnología en el siguiente capítulo.



FIGURA E12-1 Fibrosis quística
Un niño recibe tratamiento para la fibrosis quística. Leves golpecitos en el pecho y la espalda mientras el niño se encuentra con la cabeza hacia abajo ayudan a desalojar la mucosidad de los pulmones. Un dispositivo en la muñeca del pequeño inyecta antibióticos en una vena. Estos tratamientos combaten las infecciones pulmonares a las que los pacientes de fibrosis quística son vulnerables.

Tabla 12-1 Características de los grupos sanguíneos humanos

Tipo sanguíneo	Genotipo	Eritrocitos	Tiene anticuerpos plasmáticos contra:	Puede recibir sangre de:	Puede donar sangre a:	Frecuencia en Estados Unidos
A	*AA* o *Ao*	Glucoproteína A	Glucoproteína B	A u O (ningún tipo de sangre con glucoproteína B)	A o AB	40%
B	*BB* o *Bo*	Glucoproteína B	Glucoproteína A	B u O (ningún tipo de sangre con glucoproteína A)	B o AB	10%
AB	*AB*	Glucoproteínas A y B	Glucoproteína ni A ni B	AB, A, B, O (receptor universal)	AB	4%
O	*oo*	Ni glucoproteínas A ni B	Glucoproteínas A y B	O (ningún tipo de sangre con glucoproteína A o B)	O, AB, A, B (donador universal)	46%

nas plasmáticas de sus glóbulos rojos tienen glucoproteínas tanto A como B. Cuando los heterocigotos expresan fenotipos de *ambos* homocigotos (en este caso, tanto glucoproteínas A como B), el tipo de herencia se llama **codominancia**, y se dice que los alelos son *codominantes* uno respecto al otro.

El organismo humano forma anticuerpos contra el tipo o tipos de glucoproteínas de las que carece. Estos anticuerpos son proteínas del plasma sanguíneo que se unen a las glucoproteínas extrañas mediante el reconocimiento de diferentes moléculas de azúcares terminales. Los anticuerpos hacen que los eritrocitos que contienen las glucoproteínas extrañas se aglutinen y se rompan. Los aglutinados y fragmentos resultantes obstruyen los pequeños vasos sanguíneos y dañan órganos vitales como el cerebro, el corazón, los pulmones o los riñones. Esto significa que es necesario determinar e igualar cuidadosamente el tipo sanguíneo antes de realizar una transfusión.

La sangre de tipo O, por carecer de azúcares terminales, no es atacada por los anticuerpos de la sangre A, B o AB, por lo cual puede ser transfundida sin peligro a todos los demás tipos de sangre. (Los anticuerpos presentes en la sangre transfundida quedan demasiado diluidos para causar problemas). Se dice que las personas con sangre de tipo O son "donadores universales". Pero la sangre O contiene anticuerpos contra las glucoproteínas tanto A como B; por esta razón, los individuos de tipo O sólo pueden recibir transfusiones de sangre tipo O. ¿Puedes predecir cuál es el tipo sanguíneo de las personas denominadas "receptores universales"? En la tabla 12-1 se resumen los tipos sanguíneos y las características de transfusión.

Muchos rasgos reciben influencia de varios genes

Si miramos a nuestro alrededor, es probable que veamos personas de diversa estatura, color de piel y complexión. Rasgos como éstos no están regidos por genes individuales, sino que son el resultado de la influencia de las interacciones entre dos o más genes, así como de las interacciones con el ambiente. Muchos rasgos en los humanos, como la altura, el peso, el color de ojos y el color de la piel pueden tener varios fenotipos o incluso una variación aparentemente continua que no es posible separar en categorías fáciles de definir. Esto es un ejemplo de **herencia poligénica**, una forma de herencia en la que la interacción de dos o más genes contribuye a un fenotipo individual.

Aunque nadie comprende por completo la herencia del color de la piel en los humanos, es probable que este rasgo esté controlado por al menos tres genes, cada uno con pares de alelos con dominancia incompleta (FIGURA 12-25a). Como podrás imaginar, cuanto mayor sea el número de genes que contribuyen a un rasgo individual, mayor es el número de fenotipos y más sutiles son las distinciones entre ellos. Cuando tres pares de genes o más contribuyen a un rasgo, las diferencias entre los fenotipos son pequeñas. Si el ambiente también contribuye de manera significativa al rasgo, como la exposición a la luz solar que altera el color de la piel, habrá una variación prácticamente continua en el fenotipo (FIGURA 12-25b).

Los genes individuales comúnmente tienen múltiples efectos en el fenotipo

Como acabamos de ver, un fenotipo individual puede ser el resultado de la interacción de varios genes. Lo contrario también es cierto: los genes individuales comúnmente tienen varios efectos fenotípicos, un fenómeno que se conoce como **pleiotropía**. Un buen ejemplo es el gen *SRY*, descubierto en 1990 en el cromosoma Y. El gen *SRY* (siglas de *sex-determining region of the chromosome Y*; región determinante del sexo del cromosoma Y) codifica una proteína que activa otros genes; éstos, a la vez, codifican proteínas que activan el desarrollo masculino en el embrión. Gracias a la influencia de los genes activados por la proteína SRY, los órganos sexuales se desarrollan como testículos. Estos últimos, por su parte, secretan hormonas sexuales que estimulan el desarrollo de estructuras reproductoras masculinas tanto internas como externas, por ejemplo, el epidídimo, las vesículas seminales, la próstata, el pene y el escroto. En el estudio de caso del capítulo 10 "*¡Viva la diferencia!*" se describe con más detalle el gen SRY.

a)

óvulos

espermatozoides

b)



FIGURA 12-25 Herencia poligénica del color de la piel en los humanos
a) Al menos tres genes distintos, cada uno con dos alelos con dominancia incompleta, determinan el color de la piel en los humanos (en realidad, la herencia es un proceso mucho más complejo que esto). El fondo de cada cuadro indica la profundidad del color de piel esperado de cada genotipo. ***b)*** La combinación de la herencia poligénica compleja y los efectos ambientales (especialmente la exposición a la luz solar) produce una gama casi infinita de colores de piel.



FIGURA 12-26 Influencia ambiental sobre el fenotipo
La expresión del gen de pelaje negro en el conejo del Himalaya es un caso simple de interacción entre el genotipo y el ambiente en la manifestación de un fenotipo específico. El gen del pelaje negro se expresa en las zonas frías del cuerpo (nariz, orejas y patas).

El ambiente influye en la expresión de los genes

Un organismo es mucho más que la suma de sus genes. Además del genotipo, el ambiente en el que vive influye profundamente en su fenotipo. Un ejemplo notable de los efectos ambientales en la acción de los genes es el del conejo del Himalaya, que, al igual que el gato siamés, tiene un pelaje corporal pálido, pero orejas, nariz, cola y patas negras (**FIGURA 12-26**). De hecho, el conejo del Himalaya tiene el genotipo de pelaje negro en todo el cuerpo; sin embargo, la enzima que produce el pigmento negro no es activa a temperaturas por encima de 34°C (93°F). A la temperatura ambiente ordinaria, las extremidades como las orejas, la nariz y las patas están más frías que el resto del cuerpo, lo que permite que se produzca pigmento negro en esas partes. La superficie del resto del cuerpo comúnmente rebasa los 34°C, por lo que el pelaje de esas zonas es pálido.

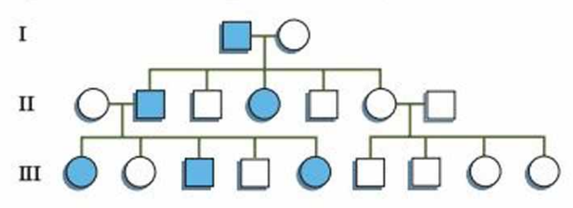
La mayoría de las influencias ambientales son más complicadas y sutiles. La complejidad de las influencias ambientales es particularmente notable en las características humanas. El rasgo poligénico del color de la piel se modifica en virtud de los efectos ambientales de la exposición a la luz solar (véase la figura 12-25). La estatura, otro rasgo poligénico, se ve influida por la nutrición.

Las interacciones entre los sistemas genéticos complejos y diversas condiciones ambientales crean un espectro continuo de fenotipos que resulta difícil de analizar en términos de componentes genéticos y ambientales. El lapso de la generación humana es largo y el número de hijos por pareja es reducido. Si a estos factores agregamos las innumerables formas sutiles en que las personas responden a su ambiente, sabremos por qué resulta sumamente difícil determinar la base genética precisa de rasgos humanos complejos como la inteligencia o la capacidad musical o atlética.

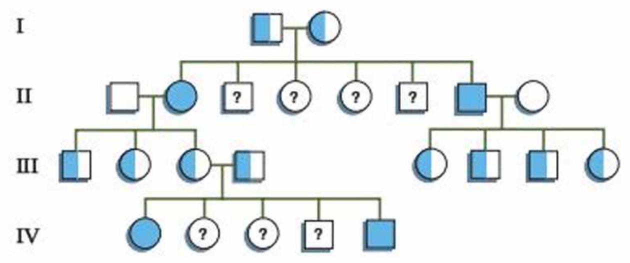
12.8 ¿CÓMO SE INVESTIGAN LAS ANOMALÍAS GENÉTICAS HUMANAS?

Puesto que las cruzas experimentales con seres humanos están fuera de toda consideración, los genetistas buscan en los registros médicos, históricos y familiares datos que les permitan estudiar cruzas del pasado. Los registros que abarcan varias generaciones se pueden organizar en forma de **árboles genealógicos** familiares, que son diagramas que muestran las relaciones genéticas entre un conjunto de individuos emparentados (**FIGURA 12-27**). El análisis minucioso de los árboles

a) Un árbol genealógico de un rasgo dominante



b) Un árbol genealógico de un rasgo recesivo



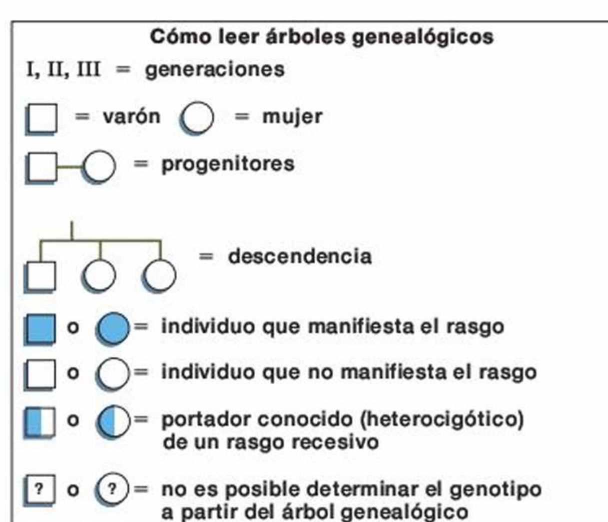


FIGURA 12-27 Árbol genealógico familiar
a) Este árbol genealógico corresponde a un rasgo dominante. Observa que cualquier descendiente que presenta un rasgo dominante *debe* tener al menos un progenitor con ese rasgo (véase las figuras 12-11 y 12-14). ***b)*** Este árbol genealógico corresponde a un rasgo recesivo. Cualquier individuo que presente un rasgo recesivo debe ser homocigótico recesivo. Si los padres de un individuo no presentan el rasgo, entonces *ambos* padres deben ser heterocigóticos (portadores). Cabe hacer notar que no es posible determinar el genotipo para algunos descendientes, que podrían ser portadores u homocigóticos dominantes.

genealógicos pone al descubierto si un rasgo específico se hereda según una modalidad dominante, recesiva o ligada a los cromosomas sexuales. Desde mediados de la década de 1960, el análisis de árboles genealógicos humanos, combinado con la tecnología genética molecular, ha dado lugar a grandes avances en el conocimiento de las enfermedades genéticas humanas. Por ejemplo, ahora los genetistas saben cuáles son los genes causantes de docenas de enfermedades hereditarias, como la anemia de células falciformes, el síndrome de Marfan y la fibrosis quística. La investigación en el campo de la genética molecular promete aumentar nuestra capacidad para predecir las enfermedades genéticas y quizá incluso para curarlas. Exploraremos este tema más a fondo en el capítulo 13.

12.9 ¿CÓMO SE HEREDAN LAS ANOMALÍAS HUMANAS ORIGINADAS POR GENES INDIVIDUALES?

Muchos rasgos humanos comunes, como las pecas, las pestañas largas, la barbilla partida y la pequeña saliente que se forma entre las entradas del cabello, se heredan de una forma mendeliana simple; es decir, cada rasgo parece estar regulado por un solo gen con un alelo dominante y uno recesivo. Aquí concentraremos la atención en algunos ejemplos de anomalías genéticas importantes en medicina y en la forma como se transmiten de una generación a otra.

Algunas anomalías genéticas humanas se deben a alelos recesivos

El organismo humano depende de las acciones integradas de miles de enzimas y otras proteínas. Una mutación en un alelo del gen que codifica una de estas enzimas puede entorpecer o suprimir su función. Sin embargo, la presencia de un alelo normal podría generar la cantidad suficiente de enzima o de otra proteína en buenas condiciones de funcionamiento como para que resulte imposible distinguir fenotípicamente los heterocigotos de los homocigotos con dos copias de los alelos normales. Por lo tanto, en muchos genes, un alelo normal que codifica una proteína en condiciones de funcionamiento es dominante respecto a un alelo mutante que codifica una proteína disfuncional. Vamos a ponerlo de otra forma: un alelo mutante de estos genes es recesivo respecto a un alelo normal. Así, un fenotipo anormal se presenta sólo en los individuos que heredan dos copias del alelo mutante. La fibrosis quística, que afecta a 30,000 estadounidenses, es una enfermedad recesiva de este tipo (véase "Investigación científica: Fibrosis quística").

Los individuos heterocigóticos son **portadores** de un rasgo genético recesivo: son fenotípicamente dominantes, pero pueden transmitir su alelo recesivo a sus descendientes. Los genetistas estiman que cada uno de nosotros tiene alelos recesivos de 5 a 15 genes, cada uno de los cuales daría origen a un defecto genético serio en un organismo homocigótico. Cada vez que engendramos un hijo, hay una probabilidad de 50:50 de que transmitamos el alelo defectuoso. Sin embargo, es poco probable que un hombre y una mujer no emparentados posean un alelo defectuoso en el *mismo* gen, de manera que es difícil que ambos engendren un hijo homocigótico recesivo respecto a una enfermedad genética. En cambio, las parejas que tienen parentesco entre sí (especialmente si son primos hermanos o parientes aún más cercanos) heredaron algunos de sus genes de antepasados recientes comunes; por eso, es mucho más probable que tengan un alelo defectuoso en el mismo gen. Si los miembros de estas parejas son heterocigóticos respecto al *mismo* alelo recesivo defectuoso, tienen una probabilidad de 1 en 4 de tener un hijo con la enfermedad o trastorno genético (véase la figura 12-27).

El albinismo se debe a un defecto en la producción de melanina

Se necesita una enzima llamada tirosinasa para producir melanina, el pigmento oscuro de la piel, el cabello y el iris de los ojos. El gen que codifica la tirosinasa se llama *TYR*. Si un individuo es homocigótico respecto a un alelo mutante de *TYR*



a) Humano



b) Serpiente de cascabel



c) Canguro wallaby

FIGURA 12-28 Albinismo
El albinismo está controlado por un solo alelo recesivo. La melanina está presente en todo el reino animal y se han observado albinos de muchas especies. El canguro "wallaby" hembra, que se apareó con un macho con pigmentación normal, lleva un cangurito de color normal en su bolsa.

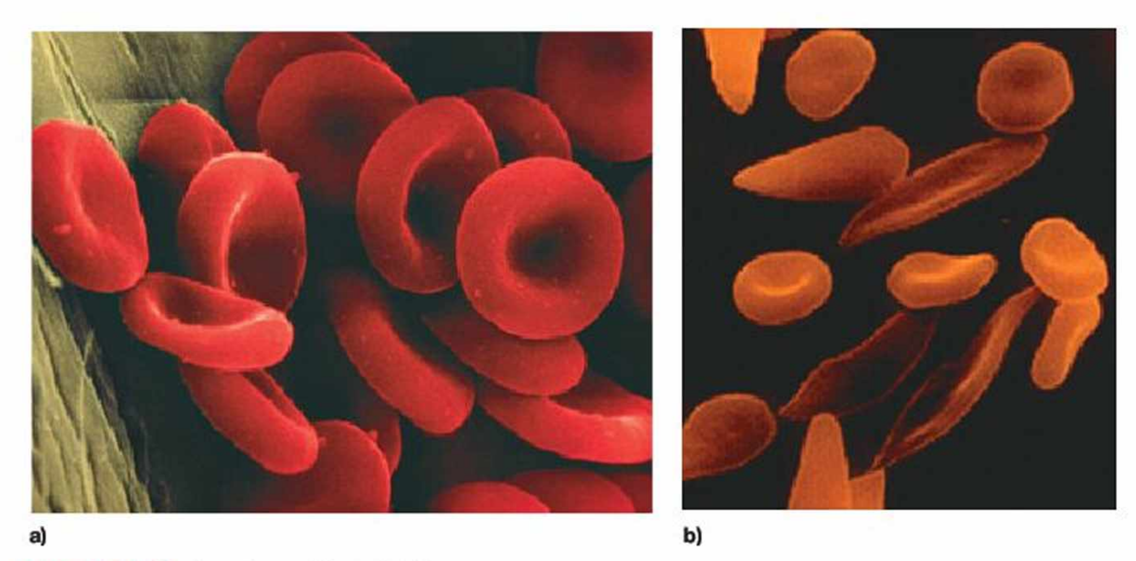


FIGURA 12-29 Anemia de células falciformes
a) Los eritrocitos normales tienen forma de disco con una depresión en el centro. *b)* Los eritrocitos con forma de hoz de una persona con anemia de células falciformes se forman cuando hay poco oxígeno en la sangre. Cuando tienen esta forma, son frágiles y tienden a aglutinarse y a obstruir los capilares.

que codifica una enzima tirosinasa defectuosa, tendrá albinismo (FIGURA 12-28). El albinismo en los seres humanos y en otros mamíferos se manifiesta en la piel y el cabello blancos y los ojos rosados (sin melanina en el iris, es posible ver el color de los vasos sanguíneos de la retina).

La anemia de células falciformes se debe a un alelo defectuoso de la síntesis de hemoglobina

La **anemia de células falciformes**, una enfermedad recesiva en la que se produce hemoglobina defectuosa, es el resultado de una mutación específica del gen de la hemoglobina. Esta proteína, que confiere a los eritrocitos su color, transporta oxígeno en la sangre. En la anemia de células falciformes, la sustitución de un nucleótido da por resultado un solo aminoácido incorrecto en una posición crucial de la hemoglobina, lo que altera las propiedades de la molécula de esta última (véase el apartado 10.4 en el capítulo 10). En condiciones de escasez de oxígeno (como la que se presenta en los músculos durante el ejercicio), en cada eritrocito se aglutinan masas de moléculas de hemoglobina. La aglutinación obliga al eritrocito a perder su forma normal de disco (FIGURA 12-29a) y adoptar una forma alargada, semejante a la de una hoz (FIGURA 12-29b). Las células falciformes (es decir, con forma de hoz) son más frágiles que los eritrocitos normales y se rompen con facilidad; además, tienden a aglutinarse y a obstruir los capilares. Los tejidos que están "corriente abajo" de la obstrucción no reciben suficiente oxígeno ni pueden eliminar sus desechos. Esta falta de flujo sanguíneo provoca dolor, especialmente en las articulaciones. Cuando la obstrucción se presenta en los vasos sanguíneos del cerebro, se producen accidentes cerebrovasculares paralizantes. Esta afección también provoca anemia, ya que se destruyen muchos eritrocitos. Aunque los heterocigotos tienen aproximadamente la mitad de la hemoglobina normal y la otra mitad anormal, por lo regular poseen pocas células falciformes y la enfermedad no los incapacita; de hecho, muchos atletas de muy alto nivel son heterocigóticos respecto al alelo de células falciformes.

Aproximadamente el 8 por ciento de la población afroestadounidense es heterocigótica respecto a la anemia de células falciformes, hecho que refleja un legado genético de sus orígenes africanos. En ciertas regiones de África, del 15 al 20 por ciento de la población es portadora del alelo. La presencia del alelo de células falciformes en África se explica por el hecho de que los heterocigotos tienen cierta resistencia al parásito que produce la malaria. Exploraremos esta ventaja más a fondo en el capítulo 15.

Si dos portadores heterocigóticos tienen hijos, cada concepción tendrá una probabilidad de 1 en 4 de engendrar un hijo homocigótico respecto al alelo de células falciformes. Este hijo tendrá anemia de células falciformes. Las técnicas actuales de análisis de DNA permiten distinguir entre el alelo de la hemoglobina normal y el alelo de células falciformes. Por otra parte, el análisis de células fetales permite a los genetistas diagnosticar la anemia de células falciformes en los bebés. Estos métodos se describirán en el capítulo 13.

Algunas anomalías genéticas humanas se deben a alelos dominantes

Numerosas características físicas normales, como la barbilla partida y las pecas, se heredan como rasgos dominantes. También muchas enfermedades genéticas serias, como la enfermedad de Huntington, se deben a alelos dominantes. Para que una enfermedad dominante se transmita a los descendientes es necesario que al menos uno de los progenitores la padezca; esto significa que al menos algunos individuos con enfermedades dominantes deben ser suficientemente sanos como para sobrevivir hasta la edad adulta y tener hijos. Otra posibilidad es que el alelo dominante resultante sea el producto de una nueva mutación formada en los óvulos o en los espermatozoides del individuo. En este caso, ninguno de los progenitores padece la enfermedad.

¿Cómo puede un alelo mutante ser dominante respecto al alelo normal? Algunos alelos dominantes producen una proteína anormal que entorpece la función de la proteína normal.

Por ejemplo, ciertas proteínas deben enlazarse para formar largas cadenas y desempeñar su función en la célula. La proteína anormal puede entrar en una cadena, pero impedir la adición de nuevos "eslabones" de proteína. Estos fragmentos reducidos probablemente serán incapaces de desempeñar adecuadamente una función que es necesaria. Otros alelos dominantes codifican proteínas que llevan a cabo nuevas reacciones tóxicas. Por último, es posible que los alelos dominantes codifiquen una proteína que es hiperactiva y desempeña su función en momentos y lugares indebidos.

Algunas anomalías humanas están ligadas a los cromosomas sexuales

Como se describió antes, el cromosoma X contiene muchos genes que no encuentran equivalente en el cromosoma Y. Los varones, puesto que tienen sólo un cromosoma X, poseen sólo un alelo de cada uno de estos genes. Este alelo único se expresará sin que exista la posibilidad de que su actividad quede "oculta" por la expresión de otro alelo.

Un hijo recibe el cromosoma X de su madre y lo transmite únicamente a sus hijas. Por consiguiente, las anomalías ligadas a los cromosomas sexuales causadas por un alelo recesivo presentan una modalidad de herencia única. Estas anomalías aparecen con mucha mayor frecuencia en los varones y por lo regular afectan a generaciones salteadas: un varón afectado transmite la característica a una hija portadora fenotípicamente normal, quien, a la vez, tendrá hijos afectados. Los defectos genéticos más conocidos causados por alelos recesivos de genes del cromosoma X son el daltonismo para el verde o el rojo (FIGURA 12-30) y la **hemofilia** (FIGURA 12-31). La causa de la hemofilia es un alelo recesivo del cromosoma X, que provoca una deficiencia de una de las proteínas necesarias para la coagulación de la sangre. Las personas que padecen hemofilia sufren moretones con facilidad y sangran excesivamente aun con heridas leves. Los hemofílicos suelen padecer anemia a causa de la pérdida de sangre. Pero incluso antes de que existiera el tratamiento moderno a base de factores de coagulación, algunos varones hemofílicos sobrevivían el tiempo suficiente para transmitir su alelo defectuoso a sus hijas, quienes lo transmitían a sus hijos varones.

12.10 ¿CÓMO AFECTAN A LOS SERES HUMANOS LOS ERRORES EN EL NÚMERO DE CROMOSOMAS?

En el capítulo 11 examinamos los intrincados mecanismos de la meiosis, los cuales aseguran que cada espermatozoide y cada óvulo reciban un solo cromosoma de cada par homólogo. No es de sorprender que ocasionalmente se pierda el paso en esta complicada danza de los cromosomas, con la consecuente formación de gametos con más o menos cromosomas de los normales (FIGURA 12-32). Estos errores de la meiosis, llamados de **no disyunción**, influyen en el número de cromosomas sexuales o de autosomas. Casi todos los embriones producto de la fusión de gametos con números de cromosomas anormales terminan en un aborto espontáneo y representan del 20 al 50 por ciento de todos los embarazos malogrados. Sin embargo, algunos embriones con un número anormal de cromosomas sobreviven hasta el nacimiento o después de él.

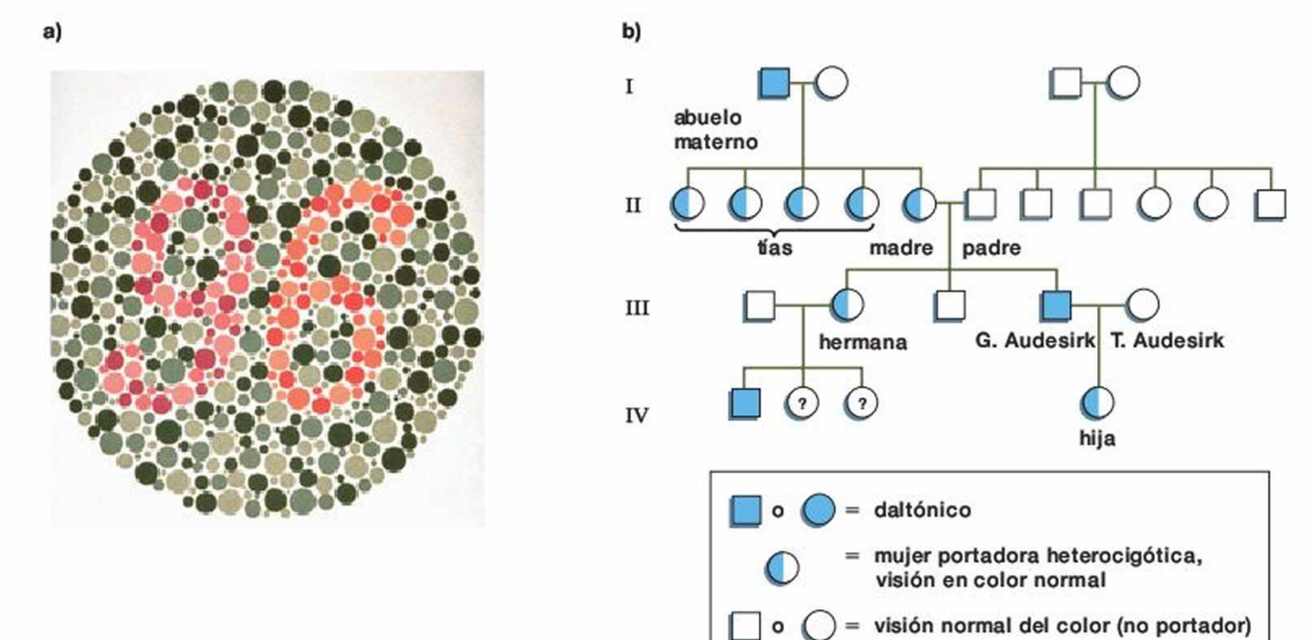


FIGURA 12-30 Daltonismo, un rasgo recesivo ligado al cromosoma sexual X
a) Esta figura, llamada *tabla de Ishihara* en honor a su inventor, permite distinguir los defectos de la visión del color. Las personas con visión deficiente del rojo sólo ven un 6 y las que tienen visión deficiente del verde sólo ven un 9. Las personas con visión normal del color ven un 96. ***b)*** Árbol genealógico de uno de los autores (G. Audesirk, quien sólo ve un 6 en la tabla de Ishihara), en el que se muestra la herencia ligada al cromosoma sexual X del daltonismo para el rojo. Tanto el autor como su abuelo materno son daltónicos; su madre y sus cuatro hermanas son portadoras del rasgo, pero su visión del color es normal. Este patrón de expresión fenotípica más común en los varones y de transmisión de un varón afectado a una mujer portadora y luego a un varón afectado es típico de los rasgos recesivos ligados al cromosoma sexual X.

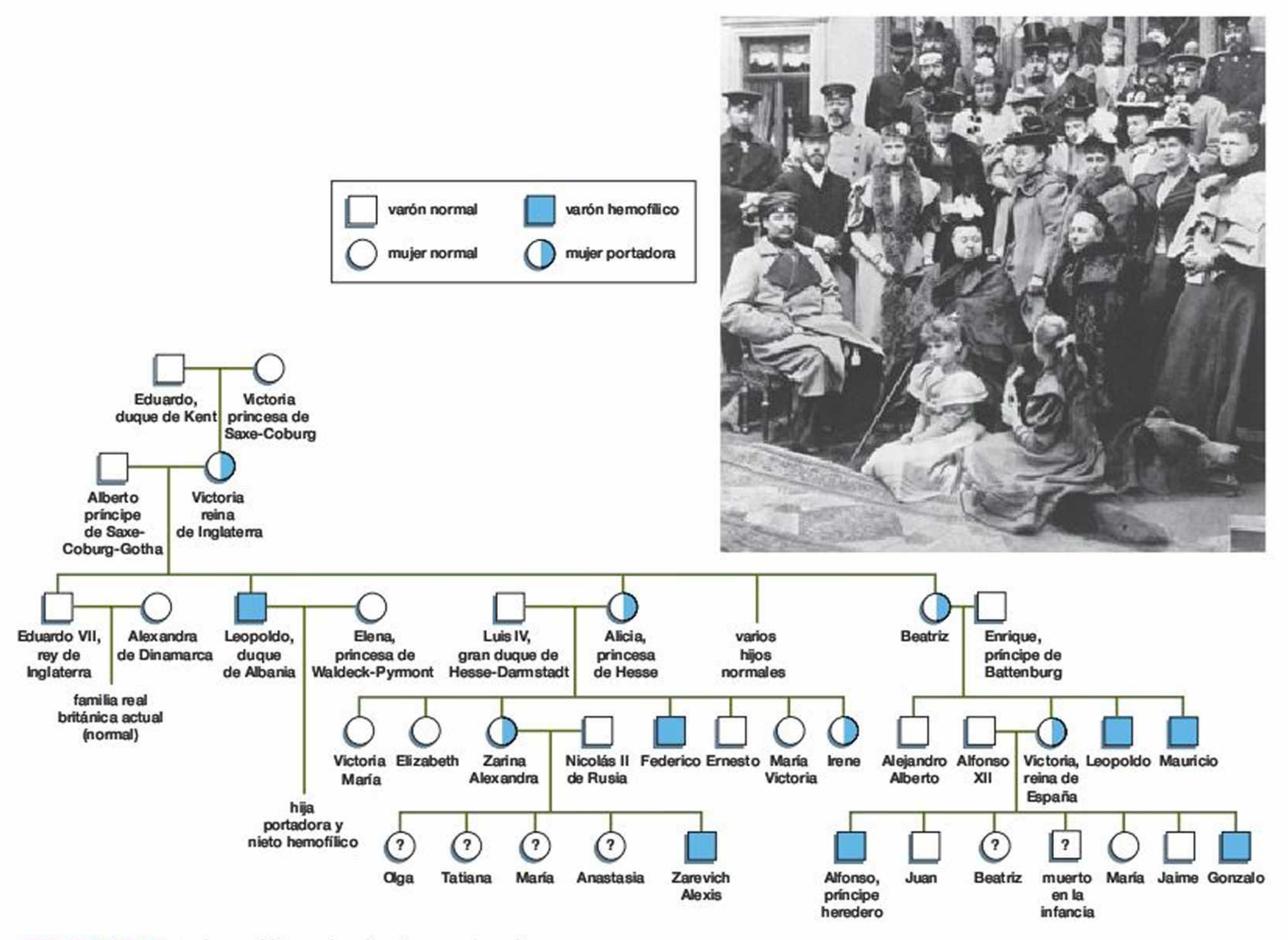


FIGURA 12-31 La hemofilia en las familias reales de Europa
En este famoso árbol genealógico se observa la transmisión de la hemofilia ligada al cromosoma sexual X de la reina Victoria de Inglaterra (sentada al frente y al centro, con bastón, 1885) a sus descendientes y, en último término, a prácticamente todas las casas reales de Europa. Puesto que los antepasados de Victoria no tenían hemofilia, el alelo de la hemofilia surgió probablemente como una mutación, ya sea en Victoria misma o en alguno de sus padres (o como resultado de una infidelidad marital). El extenso número de matrimonios entre la realeza dio lugar a la difusión del alelo de la hemofilia de Victoria por toda Europa. Su descendiente hemofílico más famoso fue su bisnieto Alexis, el zarevich (o príncipe heredero) de Rusia. La zarina Alexandra (nieta de Victoria) creía que sólo el monje Rasputín podía controlar las hemorragias de Alexis. Es posible que Rasputín haya utilizado la hipnosis para contener la circulación hacia las zonas sangrantes por contracción muscular. La influencia que Rasputín ejerció en la familia imperial pudo haber contribuido a la caída del zar durante la Revolución Rusa. En todo caso, la hemofilia no fue la causa del fallecimiento de Alexis, ya que fue asesinado junto con el resto de su familia por los bolcheviques (comunistas) en 1918.

Ciertas anomalías genéticas humanas se deben a un número anormal de cromosomas sexuales

Puesto que los cromosomas X y Y se aparean durante la meiosis, los espermatozoides generalmente tienen un cromosoma X o uno Y. La no disyunción de los cromosomas sexuales en los varones produce espermatozoides con 22 autosomas y ningún cromosoma sexual (a menudo designados como espermatozoides "O"), o bien, con dos cromosomas sexuales (en tal caso, el espermatozoide será XX, YY o XY, dependiendo de si la no disyunción ocurrió en la meiosis I o II). La no disyunción de los cromosomas sexuales en las mujeres produce óvulos O o XX en vez de óvulos con un cromosoma X. Cuando los gametos normales se fusionan con estos espermatozoides u óvulos defectuosos, el número de autosomas de los cigotos es el normal, pero el de cromosomas sexuales es anormal (tabla 12-2). Las anomalías más comunes son XO, XXX, XXY y XYY. (Los genes del cromosoma X son indispensables para la supervivencia, de manera que un embrión sin al menos un cromosoma X termina en aborto espontáneo en una etapa muy temprana de su desarrollo).

Síndrome de Turner (XO)

Aproximadamente uno de cada 3000 recién nacidos cuyo fenotipo corresponde al de una niña tiene un solo cromosoma X, una afección que se conoce como **síndrome de Turner**. En la pubertad las deficiencias hormonales impiden que las mujeres XO empiecen a menstruar y que desarrollen caracteres sexuales secundarios como el crecimiento de las glándulas mamarias. El tratamiento con estrógeno favorece el desarrollo físico. Sin embargo, puesto que la mayoría de las mujeres con síndrome de Turner carecen de óvulos maduros, el trata-

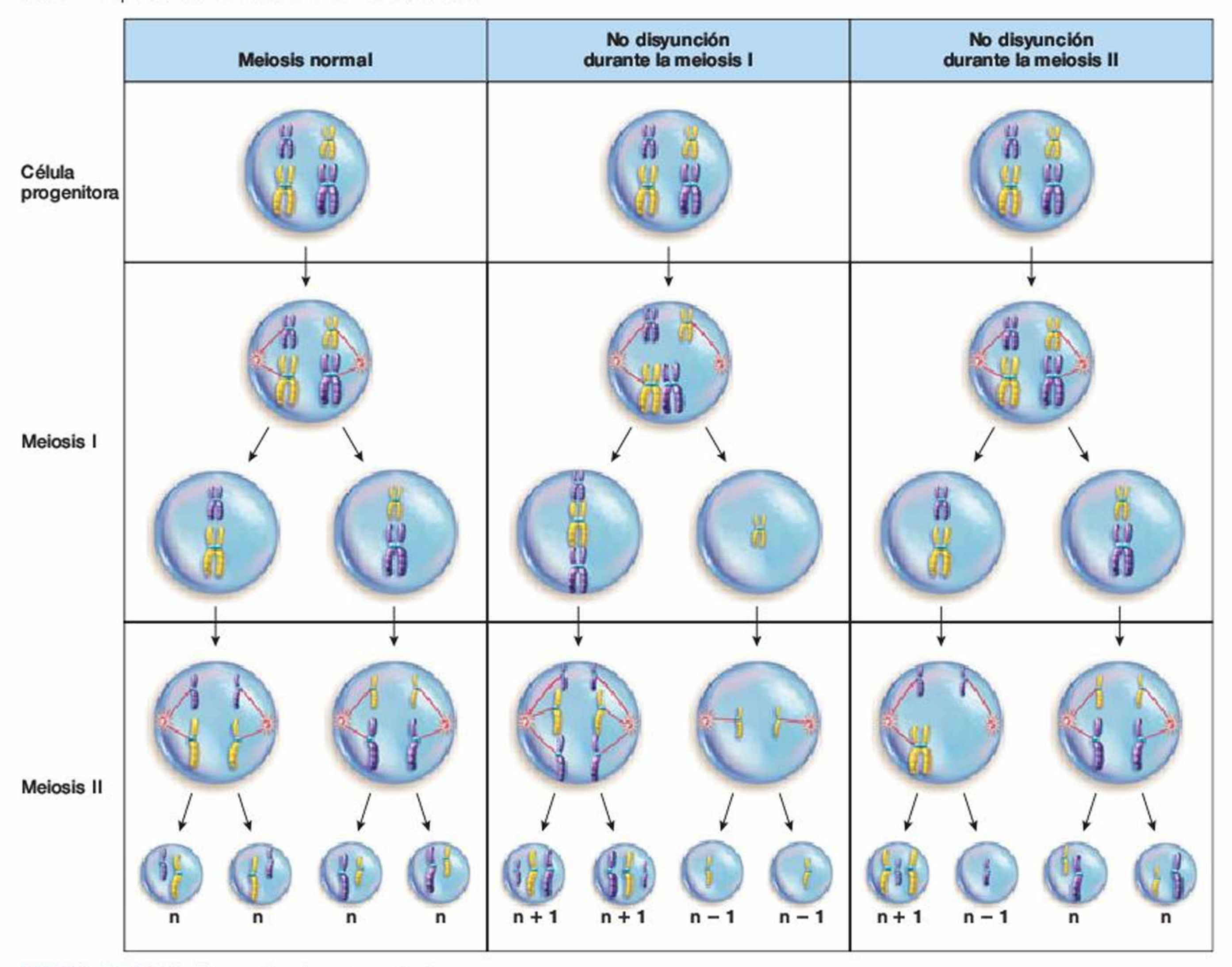
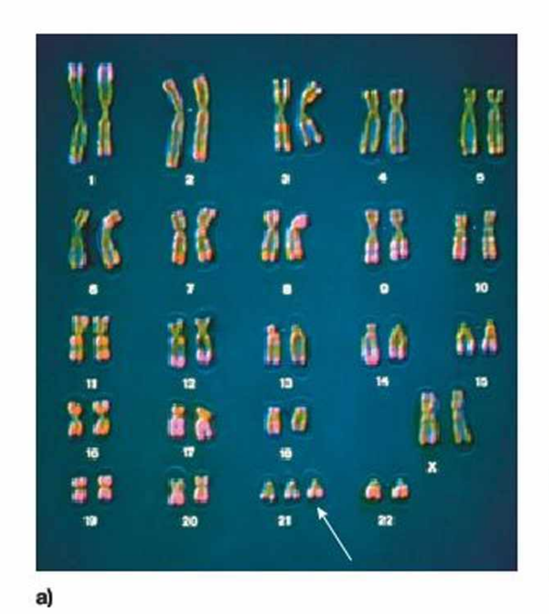


FIGURA 12-32 No disyunción durante meiosis
La no disyunción ocurre durante la meiosis I (izquierda) o durante la meiosis II (derecha), lo que da por resultado gametos con demasiados cromosomas ($n + 1$) o con muy pocos ($n - 1$).

Tabla 12-2 Efectos de la no disyunción de los cromosomas sexuales durante la meiosis

No disyunción en el padre			
Cromosomas sexuales de un espermatozoide defectuoso	**Cromosomas sexuales de un óvulo normal**	**Cromosomas sexuales de los descendientes**	**Fenotipo**
0 (ninguno)	X	XO	Mujer: síndrome de Turner
XX	X	XXX	Mujer: trisomía X
YY	X	XYY	Varón: síndrome de Jacob
XY	X	XXY	Varón: síndrome de Klinefelter
No disyunción en la madre			
Cromosomas sexuales de un espermatozoide normal	**Cromosomas sexuales de un óvulo defectuoso**	**Cromosomas sexuales de los descendientes**	**Fenotipo**
X	0 (ninguno)	XO	Mujer: síndrome de Turner
Y	0 (ninguno)	YO	Muere en estado embrionario
X	XX	XXX	Mujer: trisomía X
Y	XX	XXY	Varón: síndrome de Klinefelter

miento hormonal no remedia la infertilidad. Otras características del síndrome de Turner son baja estatura, pliegues de piel alrededor del cuello, mayor riesgo de padecer enfermedades cardiovasculares, defectos renales y pérdida de la audición. Puesto que las mujeres con síndrome de Turner tienen sólo un cromosoma X, manifiestan trastornos recesivos ligados a éste, como hemofilia y daltonismo, con frecuencia mucho mayor que las mujeres XX.





a) b)

FIGURA 12-33 Trisomía 21 o síndrome de Down

a) Este cariotipo de un niño con síndrome de Down contiene tres copias del cromosoma 21 (como indica la flecha). ***b)*** Estas niñas tienen la boca relajada y los ojos de forma peculiar que son característicos del síndrome de Down.

Las diferencias entre las mujeres XO y XX sugieren que la desactivación de un cromosoma X en las mujeres XX (véase el capítulo 10) no es total. Si así fuera, las mujeres XX, con un solo cromosoma X "activo", y las mujeres XO, con un solo cromosoma X, tendrían características idénticas. De hecho, unos 200 genes en el cromosoma X inactivo funcionan adecuadamente en las mujeres XX e impiden la aparición de las características del síndrome de Turner.

Trisomía X (XXX)

Alrededor de una de cada 1000 mujeres tiene tres cromosomas X. La mayoría de ellas no presentan síntomas perceptibles, salvo una tendencia a ser altas y una mayor incidencia de inteligencia por debajo de lo normal. A diferencia de las mujeres con síndrome de Turner, casi todas las mujeres con **trisomía X** son fértiles y, curiosamente, casi siempre tienen hijos XX y XY normales. Lo más probable es que durante la meiosis actúe algún mecanismo desconocido que impide que se incluya el cromosoma X adicional en el óvulo.

Síndrome de Klinefelter (XXY)

Alrededor de uno de cada 1000 varones nace con dos cromosomas X y un cromosoma Y. La mayoría de estos varones viven toda su vida sin enterarse de que tienen un cromosoma X adicional. Sin embargo, en la pubertad, algunos de estos varones manifiestan caracteres sexuales secundarios mixtos, como desarrollo parcial de las glándulas mamarias, ensanchamiento de las caderas y testículos pequeños. Estos síntomas constituyen lo que se conoce como el **síndrome de Klinefelter**. Por lo general, los varones XXY son estériles porque su número de espermatozoides es bajo, pero no son impotentes. El diagnóstico se hace habitualmente cuando el varón y su compañera recurren al médico en busca de ayuda porque no consiguen concebir un bebé.

Síndrome de Jacob (XYY)

Otro tipo común de anomalía de los cromosomas sexuales es el XYY, el cual se presenta aproximadamente en uno de cada 1000 varones. Cabría esperar que el hecho de tener un cromosoma Y adicional, que posee pocos genes activos, no represente una diferencia importante; al parecer, así es en la mayoría de los casos. Sin embargo, los varones XYY generalmente tienen niveles altos de testosterona, suelen padecer problemas severos de acné y son altos (alrededor de dos terceras partes de los varones XYY miden más de 1.80 m de estatura, en comparación con la estatura masculina promedio de 1.74 m).

Ciertas anomalías genéticas humanas se deben a un número anormal de autosomas

También puede haber no disyunción de los autosomas; el resultado son óvulos o espermatozoides a los que les falta un autosoma o que tienen dos copias de uno. La fusión con un gameto normal (que tiene una copia de cada autosoma) da origen a un embrión con una o con tres copias del autosoma afectado. Los embriones con una sola copia de cualquiera de los autosomas terminan en aborto en una etapa tan temprana de su desarrollo que la mujer no se entera siquiera de que estuvo embarazada. Por lo general, los embriones con tres copias de un autosoma (trisomía) también abortan espontáneamente; sin embargo, una pequeña fracción de los embriones con tres copias del cromosoma 13, 18 o 21 alcanzan el desarrollo suficiente para nacer. En el caso de la trisomía 21, el bebé puede alcanzar la edad adulta.

Trisomía 21 (síndrome de Down)

En alrededor de uno de cada 900 nacimientos, el hijo hereda una copia adicional del cromosoma 21, afección que se conoce como **trisomía 21** o **síndrome de Down**. Los niños con síndrome de Down tienen características físicas peculiares que incluyen débil tono muscular, boca pequeña que se mantiene parcialmente abierta porque no tiene espacio suficiente para la lengua y párpados de forma peculiar (**FIGURA 12-33**). Entre los defectos mucho más graves están la escasa resistencia a las enfermedades infecciosas, malformaciones del corazón y diversos grados de retraso mental, a menudo severos.

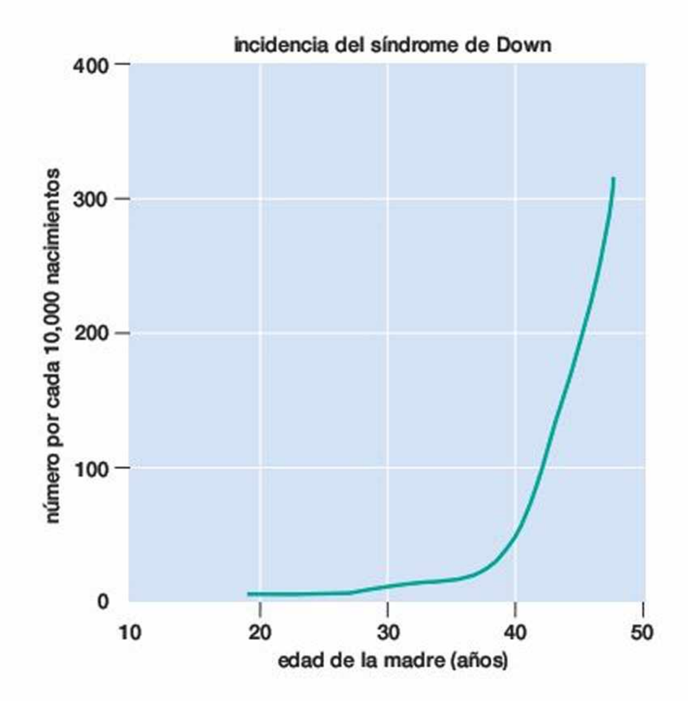


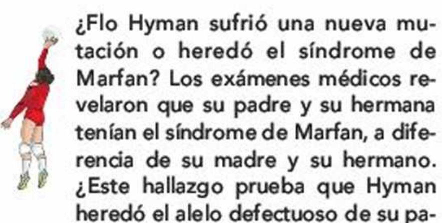
FIGURA 12-34 La frecuencia del síndrome de Down aumenta con la edad materna
El aumento en la frecuencia del síndrome de Down en relación con la edad materna es notable después de los 35 años.

La frecuencia de la no disyunción aumenta con la edad de los padres, en especial con la de la madre (FIGURA 12-34). La no disyunción en los espermatozoides explica alrededor del 25 por ciento de los casos de síndrome de Down y hay un pequeño aumento de estos espermatozoides defectuosos con la edad creciente del padre. A partir de la década de 1970 se ha vuelto más común que las parejas retrasen el momento de concebir hijos, lo que incrementa la probabilidad de que se presente una trisomía 21. La trisomía puede diagnosticarse antes del nacimiento examinando los cromosomas de las células fetales (véase "Guardián de la salud: Diagnóstico genético prenatal" en el capítulo 13).



OTRO VIZTAZO AL ESTUDIO DE CASO

MUERTE SÚBITA EN LA CANCHA



¿Flo Hyman sufrió una nueva mutación o heredó el síndrome de Marfan? Los exámenes médicos revelaron que su padre y su hermana tenían el síndrome de Marfan, a diferencia de su madre y su hermano. ¿Este hallazgo prueba que Hyman heredó el alelo defectuoso de su padre? Como aprendiste en este capítulo, los organismos diploides, incluidas las personas, generalmente tienen dos alelos de cada gen, uno en cada cromosoma homólogo. Por muchos años se ha sabido que un alelo defectuoso de fibrilina es suficiente para causar el síndrome de Marfan. Más aún, los hijos de una persona con el síndrome de Marfan tienen un 50 por ciento de probabilidad de heredar la enfermedad. ¿Qué podemos concluir a partir de estos datos?

En primer término, si sólo un alelo defectuoso de fibrilina produce el síndrome de Marfan, entonces la madre de Hyman debió ser portadora de dos alelos normales, porque no tenía tal síndrome. Segundo, puesto que las nuevas mutaciones ocurren pocas veces y el padre de Hyman tiene el síndrome de Marfan, es casi seguro que Hyman heredó un alelo defectuoso de fibrilina de su padre.

Tercero, el síndrome de Marfan se hereda ¿como una condición dominante o recesiva? Una vez más, si un solo alelo defectuoso es suficiente para provocar el síndrome de Marfan, entonces este alelo debe ser dominante y el alelo normal debe ser recesivo. Por último, si Hyman hubiera tenido hijos, ¿habrían heredado de ella el síndrome de Marfan? En el caso de un trastorno dominante, cualquier hijo que heredara su alelo defectuoso habría desarrollado el síndrome de Marfan. Por consiguiente, en promedio, la mitad de sus hijos habrían tenido el síndrome de Marfan (intenta deducir esto con el cuadro de Punnett).

Piensa en esto Es imposible detectar el síndrome de Marfan en un embrión mediante una simple prueba bioquímica (hasta ahora). Sin embargo, la mayoría de las mutaciones de fibrosis quística se detectan fácilmente tanto en heterocigotos como en homocigotos, ya sea en adultos, niños o embriones. Hace algunos años, ciertas entidades de Estados Unidos consideraron hacer obligatorias las pruebas de fibrosis quística a las parejas que deseaban contraer matrimonio. Si dos heterocigotos se casan, cada uno de sus hijos tiene un 25 por ciento de probabilidad de padecer la enfermedad. Aunque no existe cura, es probable que se disponga de mejores tratamientos dentro de algunos años. ¿Crees que las pruebas para identificar a los portadores deberían ser obligatorias? Si tú y tu cónyuge fueran heterocigotos, ¿solicitarías un diagnóstico prenatal de un embrión? ¿Qué harás si tu embrión estuviera destinado a nacer con fibrosis quística?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

12.1 ¿Cuál es la base física de la herencia?

Los cromosomas homólogos tienen los mismos genes situados en los mismos loci, pero los genes que están en un locus específico existen en formas alternas llamadas alelos. Un organismo cuyos cromosomas homólogos tienen el mismo alelo en un cierto locus es homocigótico respecto a ese gen en particular. Si los alelos de un locus difieren, el organismo es heterocigótico respecto a ese gen.

12.2 ¿Cómo estableció Gregor Mendel los cimientos de la genética moderna?

Gregor Mendel dedujo muchos de los principios de la herencia a mediados del siglo XIX, antes de que se descubrieran el DNA, los genes, los cromosomas o la meiosis. Para ello, eligió un sujeto experimental idóneo, planeó sus experimentos minuciosamente, siguió la descendencia a lo largo de varias generaciones y analizó sus datos con métodos estadísticos.

Web tutorial 12.1 Autopolinización y polinización cruzada de plantas de guisantes

12.3 ¿Cómo se heredan los rasgos individuales?

Un rasgo es una característica observable o mensurable del fenotipo de un organismo, como el color de los ojos o el tipo sanguíneo. Los rasgos se heredan de acuerdo con modalidades específicas que dependen de los tipos de alelos que los progenitores transmiten a sus descendientes. Cada progenitor suministra a sus descendientes una copia de cada gen, de manera que éstos heredan un par de alelos de cada gen. La combinación de alelos presente en el hijo determina si éste manifiesta o no un rasgo en particular. Los alelos dominantes enmascaran la expresión de los alelos recesivos. El enmascaramiento de alelos recesivos da por resultado organismos con el mismo fenotipo pero diferente genotipo; es decir, los organismos con dos alelos dominantes (homocigóticos dominantes) tienen el mismo fenotipo que los organismos con un alelo dominante y uno recesivo (heterocigóticos). Puesto que cada alelo se segrega al azar durante la meiosis, las leyes de probabilidad permiten predecir las proporciones relativas de descendientes que presentarán un rasgo particular.

Web tutorial 12.2 La herencia de rasgos individuales

12.4 ¿Cómo se heredan los rasgos múltiples?

Si los genes correspondientes a dos rasgos están en cromosomas diferentes, se distribuirán en el óvulo o el espermatozoide de forma independiente uno respecto al otro. Por lo tanto, la cruza de dos organismos que son heterocigóticos en dos loci de cromosomas distintos produce descendientes con 10 genotipos diferentes. Si los alelos son dominantes y recesivos típicos, esta progenie manifestará sólo cuatro fenotipos diferentes.

Web tutorial 12.3 La herencia de rasgos múltiples

12.5 ¿Cómo se heredan los genes localizados en un mismo cromosoma?

Los genes que se localizan en un mismo cromosoma están ligados unos con otros (codificados en la misma molécula de DNA) y tienden a heredarse juntos. A menos que los alelos se separen por recombinación cromosómica, los dos alelos se transmiten juntos a los descendientes.

12.6 ¿Cómo se determina el sexo y cómo se heredan los genes ligados a los cromosomas sexuales?

En muchos animales son los cromosomas sexuales, que suelen designarse como X y Y, los que determinan el sexo. El resto de los cromosomas, que son idénticos en ambos sexos, se llaman autosomas. En muchos animales las hembras tienen dos cromosomas X, en tanto que los machos tienen un cromosoma X y uno Y. El cromosoma Y tiene un número mucho menor de genes que el cromosoma X. Puesto que los machos tienen una sola copia de la mayoría de los genes del cromosoma X, los rasgos recesivos del cromosoma X tienen mayor probabilidad de expresarse fenotípicamente en los machos.

12.7 ¿Las leyes mendelianas de la herencia se aplican a todos los rasgos?

No toda la herencia sigue la simple modalidad dominante-recesiva:

- En la dominancia incompleta, los heterocigotos tienen un fenotipo intermedio entre los dos fenotipos homocigóticos.
- Se presenta codominancia cuando dos tipos de proteínas, cada una codificada por un alelo diferente de un locus individual, contribuyen al fenotipo.
- Muchos rasgos están determinados por varios genes diferentes de distintos loci que contribuyen al fenotipo, un fenómeno que se denomina herencia poligénica.
- Muchos genes tienen varios efectos en el fenotipo del organismo (pleiotropía).
- El ambiente influye en la expresión fenotípica de la mayoría de los rasgos, si no es que de todos.

12.8 ¿Cómo se investigan las anomalías genéticas humanas?

La genética de los seres humanos es similar a la genética de otros animales, sólo que en el primer caso no es factible realizar cruzas experimentales. Es necesario aplicar el análisis de árboles genealógicos y, en tiempos más recientes, las técnicas de genética molecular, para establecer la modalidad de la herencia de los rasgos humanos.

12.9 ¿Cómo se heredan las anomalías humanas originadas por genes individuales?

Muchas anomalías genéticas se heredan como rasgos recesivos; por consiguiente, sólo los individuos homocigóticos recesivos manifiestan síntomas de la enfermedad. A los heterocigotos se les llama portadores, porque tienen el alelo recesivo, pero no expresan el rasgo. Algunas otras enfermedades se heredan como rasgos dominantes simples. En estos casos, sólo se necesita una copia del alelo dominante para que se manifiesten los síntomas de la enfermedad. El cromosoma humano Y tiene pocos genes, además de los que determinan la masculinidad; por eso, los varones manifiestan fenotípicamente el alelo presente en su único cromosoma X, fenómeno que se conoce como herencia ligada al cromosoma sexual X.

12.10 ¿Cómo afectan a los seres humanos los errores en el número de cromosomas?

Los errores que se producen en la meiosis dan origen a gametos con un número anormal de cromosomas sexuales o de autosomas. Muchas personas con un número anormal de cromosomas sexuales tienen rasgos físicos peculiares. Por lo regular, un número anormal de cromosomas provoca el aborto espontáneo en una etapa temprana del embarazo. En unos cuantos casos, el feto sobrevive hasta su nacimiento, pero siempre se presentan diversas deficiencias mentales y físicas, como en el caso del síndrome de Down (trisomía 21). La probabilidad de que el número de cromosomas sea anormal aumenta con la edad de la madre y, en menor grado, con la edad del padre.

TÉRMINOS CLAVE

alelo *pág. 232*
alelos múltiples *pág. 243*
anemia de células falciformes *pág. 249*
árbol genalógico *pág. 247*
autopolinización *pág. 233*
autosoma *pág. 241*
codominancia *pág. 245*
cromosoma sexual *pág. 241*
cruza de prueba *pág. 237*
dominancia incompleta *pág. 243*
dominante *pág. 234*
entrecruzamiento *pág. 240*
fenotipo *pág. 235*
gen *pág. 232*
genotipo *pág. 235*
hemofilia *pág. 250*
herencia *pág. 232*
herencia poligénica *pág. 245*
heterocigótico *pág. 232*
híbrido *pág. 232*
homocigótico *pág. 232*
ley de distribución independiente *pág. 238*
ley de segregación *pág. 234*
ligado a los cromosomas sexuales *pág. 241*
ligamiento *pág. 239*
locus *pág. 232*
método del cuadro de Punnett *pág. 235*
no disyunción *pág. 250*
pleitropía *pág. 245*
polinización cruzada *pág. 233*
portador *pág. 248*
raza pura *pág. 233*
recesivo *pág. 234*
recombinación genética *pág. 240*
síndrome de Down *pág. 253*
síndrome de Klinefelter *pág. 253*
síndrome de Turner *pág. 251*
trisomía 21 *pág. 253*
trisomía X *pág. 253*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Define los siguientes términos: *gen, alelo, dominante, recesivo, raza pura, homocigótico, heterocigótico, polinización cruzada, autopolinización.*
2. Explica por qué se dice que los genes que se encuentran en un mismo cromosoma están ligados. ¿Por qué los alelos de genes ligados a veces se separan durante la meiosis?
3. Define la *herencia poligénica.* ¿Por qué la herencia poligénica permite a los progenitores tener descendientes notoriamente diferentes de ellos en cuanto a color de ojos o de piel?
4. ¿Qué significa ligado a los cromosomas sexuales? En los mamíferos, ¿cuál de los dos sexos es el que tiene más probabilidades de manifestar rasgos recesivos ligados a los cromosomas sexuales?
5. ¿Cuál es la diferencia entre un fenotipo y un genotipo? ¿El conocimiento del fenotipo de un organismo permite determinar en todos los casos el genotipo? ¿Qué clase de experimento realizarías para establecer el genotipo de un individuo fenotípicamente dominante?
6. En el árbol genealógico de la figura 12-27a, ¿crees que los individuos que manifiestan el rasgo son homocigóticos o heterocigóticos? ¿Qué podrías decir a partir del árbol genealógico?
7. Define la *no disyunción* y describe los síndromes comunes causados por una no disyunción de cromosomas sexuales y autosomas.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. En ocasiones se utiliza el término *gen* de una manera más bien informal. Compara los términos *alelo* y *gen.*
2. Las cifras de Mendel parecen demasiado perfectas para ser reales; algunos creen que quizá distorsionó un poco sus datos. Tal vez continuó recolectando datos hasta que los números coincidieron con las proporciones que había pronosticado y en ese momento se detuvo. Recientemente se ha hablado mucho de las violaciones a la ética científica, lo que incluye ejemplos de investigadores que roban el trabajo de otros, el uso de métodos de otros científicos para desarrollar patentes con fines de lucro o la invención de datos. ¿Qué tan importante es este asunto para la sociedad? ¿Cuáles son los límites del comportamiento científico ético? ¿Cómo debe la comunidad científica o la sociedad supervisar a los científicos? ¿Qué castigos deberían imponerse para las violaciones a la ética científica?
3. Pese a que la sociedad estadounidense se ha descrito como un "crisol", los individuos suelen practicar un "apareamiento selectivo" en el que se casan con personas de similar estatura, nivel socioeconómico, raza y cociente intelectual. Comenta acerca de las consecuencias del apareamiento selectivo entre los humanos. ¿Sería mejor para la sociedad si las personas formaran parejas de una forma más aleatoria? Explica por qué.

PROBLEMAS DE GENÉTICA

(Nota: En la Guía de estudio se incluye un extenso conjunto de problemas de genética con sus respuestas).

1. En ciertas reses, el color del pelo puede ser rojo (R_1R_1 homocigótico), blanco (R_2R_2 homocigótico) o ruano (una mezcla de pelaje rojo y blanco, R_1R_2 heterocigótico).
   a) Al aparear un toro rojo con una vaca blanca, ¿qué genotipos y fenotipos tendrían sus descendientes?
   b) Si uno de los descendientes del caso *a*) se apareara con una vaca blanca, ¿qué genotipos y fenotipos se obtendrían en su descendencia? ¿En qué proporción?
2. El caballo palomino es de color dorado. Por desgracia para los aficionados a los caballos, los palominos no son de raza pura. En una serie de apareamientos entre palominos se obtuvieron los siguientes descendientes:

   65 palominos, 32 de color crema y
   34 castaños (de color café rojizo).

   ¿Cuál es la probable modalidad de herencia de la coloración del palomino?
3. En las plantas de guisantes comestibles, la planta alta (T) es dominante respecto a la baja (t), y las vainas verdes (G) son domi-

nantes respecto a las vainas amarillas (g). Indica los tipos de gametos y de descendientes que se obtendrían en las siguientes cruzas:

a) $TtGg \times TtGg$

b) $TtGg \times TTGG$

c) $TtGg \times Ttgg$

4. En los tomates, el fruto redondo (R) es dominante respecto al fruto alargado (r) y la piel lisa (S) es dominante respecto a la piel rugosa (s). Un tomate liso y redondo de raza pura ($RRSS$) fue cruzado con un tomate alargado y rugoso de raza pura ($rrss$). Todos los descendientes F_1 fueron redondos y lisos ($RrSs$). Cuando se reprodujeron estas plantas F_1, se obtuvo la siguiente generación F_2:

Redondos y lisos: 43 Largos y rugosos: 13

¿Es probable que los genes de textura de la piel y de forma del fruto estén en el mismo cromosoma o en cromosomas diferentes? Explica tu respuesta.

5. En los tomates del problema 4, un descendiente F_1 ($RrSs$) fue apareado con un homocigoto recesivo ($rrss$). Se obtuvieron los siguientes descendientes:

Redondos y lisos: 583	Redondos y rugosos: 21
Alargados y rugosos: 602	Alargados y lisos: 16

¿Cuál es la explicación más probable de esta distribución de fenotipos?

6. En los seres humanos, el color del cabello es regulado por dos genes que interactúan. El mismo pigmento, la melanina, está presente tanto en las personas de cabello castaño como en las de cabello rubio, pero el cabello castaño tiene una cantidad mucho mayor de tal pigmento. El cabello castaño (B) es dominante respecto al rubio (b). El hecho de que se pueda sintetizar melanina depende de otro gen. La forma dominante (M) permite la síntesis de melanina; la forma recesiva (m) impide la síntesis de este pigmento. Los homocigotos recesivos (mm) son albinos. ¿Cuáles serán las proporciones de fenotipos esperadas en los hijos de los siguientes progenitores?

a) $BBMM \times BbMm$

b) $BbMm \times BbMm$

c) $BbMm \times bbmm$

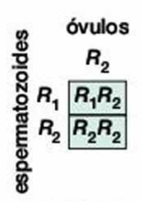
7. En los seres humanos, uno de los genes que determina la visión del color está en el cromosoma X. La forma dominante (C) produce una visión normal del color; el daltonismo para el rojo o el verde (c) es recesivo. Si un varón con visión normal del color se casa con una mujer daltónica, ¿cuál es la probabilidad de que tengan un hijo daltónico? ¿Y una hija daltónica?

8. En el caso de la pareja del problema 7, la mujer da a luz una hija daltónica, aunque normal en todos los demás aspectos. El esposo entabla una demanda de divorcio por adulterio. ¿Esta demanda tiene posibilidades de prosperar ante el tribunal? Explica tu respuesta.

RESPUESTAS A LOS PROBLEMAS DE GENÉTICA

1. *a*) Se aparea un toro rojo (R_1R_1) con una vaca blanca (R_2R_2). Todos los espermatozoides del toro son R_1; todos los óvulos de la vaca son R_2. Todos los descendientes serán R_1R_2 y tendrán pelo ruano (codominancia).

b) Se aparea un toro ruano (R_1R_2) con una vaca blanca (R_2R_2). La mitad de los espermatozoides del toro son R_1 y la otra mitad R_2; la vaca produce óvulos R_2. Aplicando el método del cuadro de Punnett:



espermatozoides \ óvulos	R_2
R_1	R_1R_2
R_2	R_2R_2

Aplicando el método probabilístico:

espermatozoides	óvulos	descendientes
$\frac{1}{2}R_1$	R_2	$\frac{1}{2}R_1R_2$
$\frac{1}{2}R_2$	R_2	$\frac{1}{2}R_2R_2$

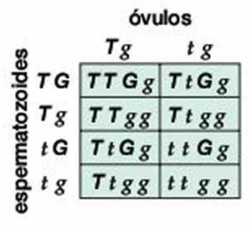
Se predice que los descendientes serán $\frac{1}{2}$ R_1R_2 (ruanos) y $\frac{1}{2}$ R_2R_2 (blancos).

2. Los descendientes son de tres tipos, clasificables como oscuro (castaño), claro (crema) e intermedio (palomino). Esta distribución sugiere dominancia incompleta, donde los alelos de castaño (C_1) se combinan con el alelo del color crema (C_2) para producir heterocigotos palominos (C_1C_2). Podemos poner a prueba esta hipótesis examinando la proporción de los descendientes. Hay aproximadamente $\frac{1}{4}$ de castaños (C_1C_1), $\frac{1}{2}$ de palominos (C_1C_2) y $\frac{1}{4}$ de color crema (C_2C_2). Si los palominos son heterocigotos, es de esperar que la cruza $C_1C_2 \times C_1C_2$ dé $\frac{1}{4}$ C_1C_1, $\frac{1}{2}$ C_1C_2 y $\frac{1}{4}$ de C_2C_2. Esto apoya nuestra hipótesis.

3. *a*) $TtGg \times TtGg$. Esta es una cruza "estándar" para ver las diferencias en cuanto a dos rasgos. Ambos progenitores producen gametos TG, Tg, tG y tg. Las proporciones de descendientes esperadas son $\frac{9}{16}$ de plantas altas y vainas verdes, $\frac{3}{16}$ de plantas altas y vainas amarillas, $\frac{3}{16}$ de plantas bajas y vainas verdes y $\frac{1}{16}$ de plantas bajas y vainas amarillas.

b) $TtGg \times TTGG$. En esta cruza, el progenitor heterocigótico produce gametos TG, Tg, tG y tg. Sin embargo, el progenitor homocigótico dominante sólo produce gametos TG. Por consiguiente, todos los descendientes recibirán al menos un alelo T de estatura alta y un alelo G de vainas verdes, por lo que todos los descendientes serán altos con vainas verdes.

c) $TtGg \times Ttgg$. El segundo progenitor produce dos tipos de gametos: Tg y tg. Si usamos un cuadro de Punnett:



espermatozoides \ óvulos	Tg	tg
TG	$TTGg$	$TtGg$
Tg	$TTgg$	$Ttgg$
tG	$TtGg$	$ttGg$
tg	$Ttgg$	$ttgg$

Las proporciones de descendientes esperadas son $\frac{3}{8}$ de plantas altas y vainas verdes $\frac{3}{8}$ de plantas altas y vainas amarillas, $\frac{1}{8}$ de plantas bajas y vainas verdes y $\frac{1}{8}$ de plantas bajas y vainas amarillas.

4. Si los genes están en cromosomas diferentes, es decir, si se distribuyen de forma independiente, entonces esta sería una cruza típica de dos rasgos con descendientes esperados de los cuatro tipos (aproximadamente $\frac{9}{16}$ redondos y lisos, $\frac{3}{16}$ redondos y rugosos, $\frac{3}{16}$ alargados y lisos y $\frac{1}{16}$ alargados y rugosos). Sin embargo, sólo las combinaciones de los progenitores se manifiestan en los descendientes F_2, lo que indica que los genes están en el mismo cromosoma.

5. Los genes están en el mismo cromosoma y muy próximos uno del otro. En raras ocasiones hay entrecruzamiento entre los dos genes, con la consecuente recombinación de los alelos.

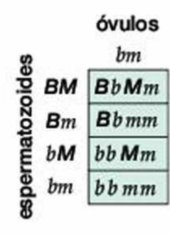
6. *a*) *BBMM* (castaño) × *BbMm* (castaño). El primer progenitor sólo produce gametos *BM*, por lo que todos los descendientes reciben al menos un alelo dominante de cada gen. En consecuencia, todos los descendientes tendrán cabello castaño.

b) *BbMm* (castaño) × *BbMm* (castaño). Ambos progenitores producen cuatro tipos de gametos: *BM, Bm, bM y bm*. Si llenamos el cuadro de Punnett:

espermatozoides \ óvulos	*BM*	*Bm*	*bM*	*bm*
BM	*BBMM*	*BBMm*	*BbMM*	*BbMm*
Bm	*BBMm*	*BBmm*	*BbMm*	*Bbmm*
bM	*BbMM*	*BbMm*	*bbMM*	*bbMm*
bm	*BbMm*	*Bbmm*	*bbMm*	*bbmm*

Todos los descendientes *mm* son albinos, así que las proporciones esperadas son $\frac{9}{16}$ con cabello castaño, $\frac{3}{16}$ de rubios y $\frac{4}{16}$ de albinos.

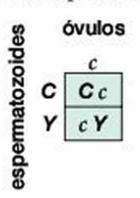
c) *BbMm* (castaño) × *bbmm* (albino):



espermatozoides \ óvulos	*bm*
BM	*BbMm*
Bm	*Bbmm*
bM	*bbMm*
bm	*bbmm*

Las proporciones de descendientes esperadas son: $\frac{1}{4}$ con cabello castaño, $\frac{1}{4}$ de rubios y $\frac{1}{2}$ de albinos.

7. Un varón con visión en color normal es *CY* (recuerda que el cromosoma Y no tiene el gen de la visión del color). Su esposa daltónica es *cc*. Sus descendientes esperados serán:



espermatozoides \ óvulos	*c*
C	*Cc*
Y	*cY*

Por consiguiente, es de esperar que todas las hijas tengan visión normal del color y que todos los hijos sean daltónicos.

8. El esposo ganaría la demanda. Todas sus hijas deben recibir de él un cromosoma X con el alelo *C*; por lo tanto, deberán tener visión normal del color. Si su esposa da a luz una hija daltónica, el esposo no puede ser el padre (a menos que hubiera una nueva mutación de daltonismo en sus espermatozoides, lo que es muy poco probable).

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Cattaneo, E., Rigamonti, D. y Zuccato, C. "The Enigma of Huntington's Disease". *Scientific American*, diciembre de 2002. Aunque se descubrió el alelo dominante causante de la enfermedad de Huntington, los investigadores aún no saben cómo provoca este trastorno.

McGue, M. "The Democracy of the Genes". *Nature*, julio de 1997. El ambiente tiene un papel más importante en el desarrollo de la inteligencia de lo que se pensaba anteriormente.

Mendel Museum of Genetics, http://www.mendel-museum.org/. El monasterio donde Mendel vivió y trabajó se localiza donde actualmente es la República Checa. El Museo Mendel en Brno patrocina este sitio Web, que describe las contribuciones de Mendel al descubrimiento de los principios de la herencia.

National Institutes of Health, http://www.nlm.nih.gov/medlineplus/cysticfibrosis.html. "Medline Plus: Cystic Fibrosis". En este sitio Web se incluyen numerosos vínculos en relación con las causas y el tratamiento de la fibrosis quística; además, se actualiza continuamente.

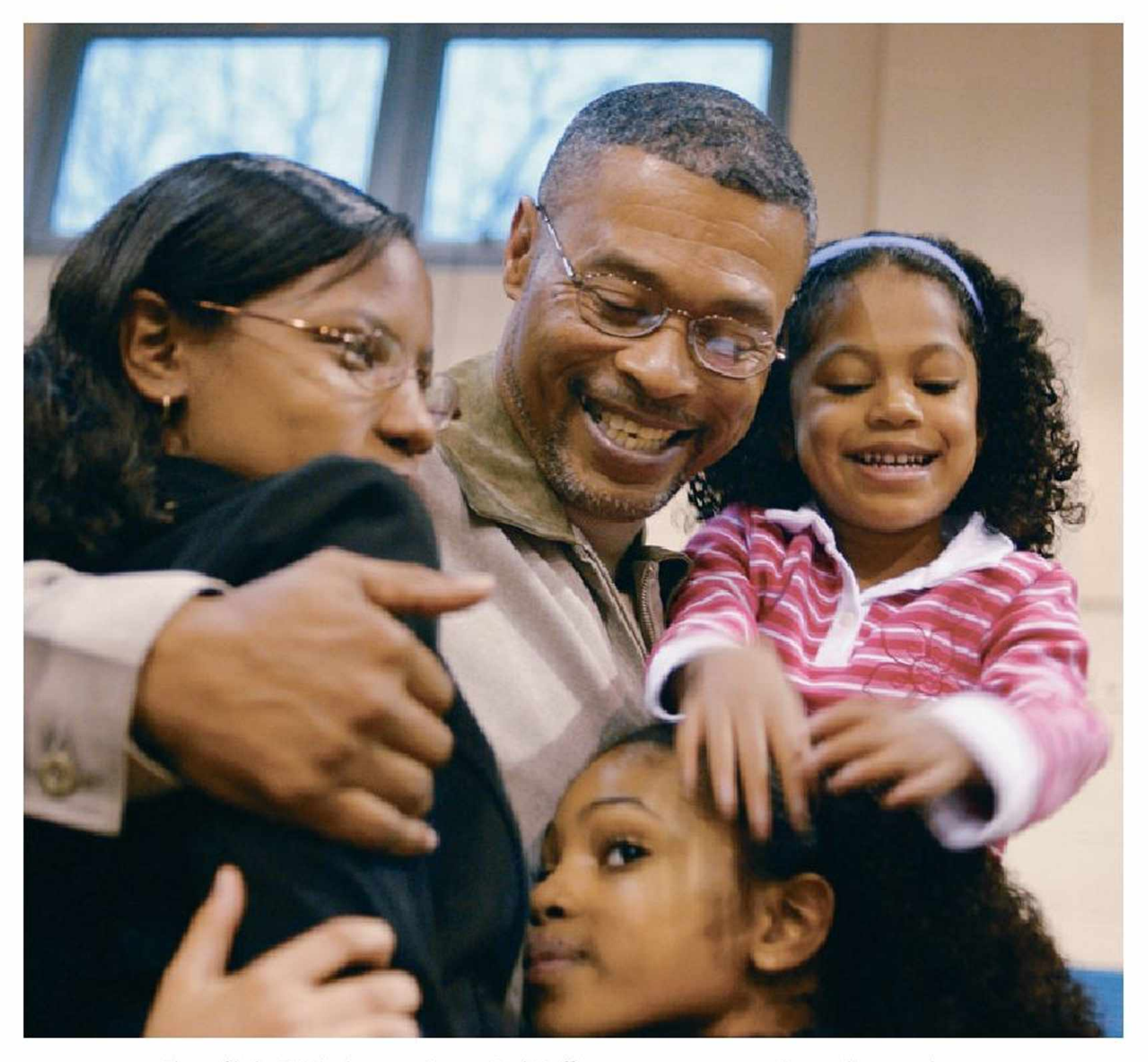
National Institutes of Health, http://www.nlm.nih.gov/medlineplus/marfansyndrome.html. "Medline Plus: Marfan Syndrome". Cuenta con numerosos vínculos en relación con las causas y el tratamiento del síndrome de Marfan; se actualiza continuamente.

Sapienza, C. "Parental Imprinting of Genes". *Scientific American*, octubre de 1990. No es verdad que todos los genes son iguales, sin importar si se heredaron del padre o de la madre. En algunos casos, el progenitor del que procede el gen altera considerablemente su expresión en la descendencia.

Stern, C. y Sherwood, E. R. *The Origin of Genetics: A Mendel Source Book*. San Francisco: Freeman, 1966. No hay sustitutos de los originales; aquí se encuentra una traducción del documento original de Mendel dirigido a la Sociedad Brünn.

CAPÍTULO

13 Biotecnología



El perfil de DNA demostró que Earl Ruffin, que aparece aquí con algunas de sus nietas, era inocente de los cargos de violación y lesiones por los cuales pasó 21 años en prisión.

DE UN VISTAZO



ESTUDIO DE CASO ¿CULPABLE O INOCENTE?

ES COMO UNA HISTORIA DE TERROR extraída directamente de los programas de detectives de la televisión. Eran aproximadamente las dos de la madrugada del 5 de diciembre de 1981, en Norfolk, Virginia, cuando una madre de tres hijos, divorciada, se despertó al sentir que un extraño estaba dentro de su recámara. "Si gritas, te mato", le dijo el intruso. En el intervalo entre violaciones, pudo ver la cara de su agresor iluminada por la tenue luz de la lámpara de la calle que daba frente a la ventana del dormitorio. Finalmente, después de esos ataques, el individuo le ordenó a la mujer que se bañara. A pesar del gran temor que sentía, se dio un regaderazo cuidando no eliminar la evidencia que podría usarse después para atrapar al violador.

Unas cuantas semanas después, casualmente se topó con un individuo en un elevador, y pensó que se trataba del criminal. Julius Earl Ruffin, de 28 años, fue arrestado y juzgado por violación y lesiones. La víctima atestiguó que había reconocido el rostro de Ruffin. Posteriormente, su tipo sanguíneo, llamado secretor B, concordó con la muestra de semen que se recabó de la víctima la noche del crimen (los secretores "secretan" sus antígenos sanguíneos en los fluidos corporales, incluido el semen). Cerca del 8 por ciento de los hombres son secretores tipo B. A pesar de las importantes contradicciones entre la apariencia de Ruffin y las descripciones iniciales dadas por la víctima acerca de su agresor —en estatura y complexión, y por los dos dientes frontales de oro de Ruffin—, y no obstante el testimonio por parte de la novia y el hermano de Ruffin, en el sentido de que ambos habían estado con él la noche del crimen, Ruffin fue declarado culpable y sentenciado a cadena perpetua por múltiples cargos. La sentencia de Ruffin puso a un inocente tras las rejas y dejó libre al verdadero violador para que siguiera acechando más posibles víctimas.

Aunque se trató de una terrible equivocación, con el paso del tiempo el destino le sonrió a Ruffin. Recuerda que la víctima no eliminó el semen del violador cuando se bañó. Pese a que esto contribuyó a la declaración de culpabilidad de Ruffin, también fue el ingrediente esencial para su posterior exoneración. Otro golpe de buena suerte para Ruffin fue que Mary Jane Burton era la experta forense asignada a este caso, quien con frecuencia no se apegaba a los procedimientos rutinarios; por el contrario, en vez de regresar toda la evidencia a los investigadores de la policía (por lo general para ser destruida), conservaba en los archivos el material biológico de sus casos. Finalmente, Ruffin tuvo la fortuna de que el Proyecto de Inocencia, establecido en 1992 por Barry Scheck y Peter Neufeld de la Escuela de Derecho Benjamin Cardozo de la Universidad de Yeshiva, utilizara el poder de la biotecnología para resolver casos como éste.

Probablemente ya hayas adivinado cómo se demostró la inocencia de Ruffin: con la evidencia del DNA. En este capítulo investigaremos las técnicas de la biotecnología, las cuales han empezado a hacerse cada vez más comunes en la vida moderna, incluyendo las técnicas forenses en los tribunales, el diagnóstico prenatal, el tratamiento de los trastornos hereditarios, así como los cultivos y el ganado genéticamente modificados.

13.1 ¿QUÉ ES LA BIOTECNOLOGÍA?

En su sentido más amplio, **biotecnología** es cualquier uso o alteración de organismos, células o moléculas biológicas para lograr objetivos prácticos y específicos. Por consiguiente, algunos aspectos de la biotecnología son antiguos. Por ejemplo, la gente ha empleado células de la levadura para elaborar pan, producir cerveza y vino durante los últimos 10,000 años. Asimismo, la reproducción selectiva de plantas y animales tiene una larga historia: en México se encontraron fragmentos de calabaza de 8000 a 10,000 años de antigüedad en una caverna, y sus semillas y cortezas eran, respectivamente, más grandes y más gruesas que la calabaza silvestre, lo cual sugiere una reproducción selectiva para lograr un contenido nutricional más elevado. El arte prehistórico y los restos de animales indican que perros, ovejas, cabras, cerdos y camellos estaban domesticados y que se cruzaban de forma selectiva cuando menos hace 10,000 años.

Incluso en la actualidad, la reproducción selectiva sigue siendo una herramienta importante de la biotecnología. Sin embargo, la biotecnología moderna con frecuencia emplea la **ingeniería genética**, un término que se refiere a los métodos más directos para alterar el material genético. Las células o los organismos sometidos a la ingeniería genética podrían tener genes suprimidos, agregados o modificados. La ingeniería genética sirve para conocer más acerca de la forma en que funcionan las células y los genes, con la finalidad de desarrollar mejores tratamientos para las enfermedades, desarrollar moléculas biológicas valiosas y mejorar las plantas y los animales para la agricultura.

Una herramienta clave de la ingeniería genética es el **DNA recombinante**, es decir, DNA modificado para que contenga genes o segmentos de genes provenientes de diferentes organismos. Pueden producirse grandes cantidades de DNA recombinante en bacterias, virus o levaduras, para luego transferirlas a otras especies. Las plantas y los animales que tienen DNA modificado o derivado de otras especies se llaman **transgénicos** u **organismos genéticamente modificados (OGM)**.

Desde su desarrollo en la década de 1970, la tecnología del DNA recombinante ha crecido de forma explosiva, brindando así nuevos métodos, aplicaciones y posibilidades para la ingeniería genética. Actualmente los investigadores en casi todos los campos de la biología utilizan de forma rutinaria la tecnología del DNA recombinante en sus experimentos. En la industria farmacéutica, la ingeniería genética se ha convertido en la forma preferida para elaborar muchos productos, incluyendo varias hormonas humanas, como la insulina, y algunas vacunas, como la vacuna contra la hepatitis B.

La biotecnología moderna incluye también muchos métodos de manipulación del DNA, ya sea que se coloque o no el DNA de manera subsecuente en una célula o en un organismo. Por ejemplo, el hecho de determinar la secuencia de nucleótidos de segmentos específicos de DNA es fundamental para la ciencia forense y el diagnóstico de trastornos hereditarios.

En este capítulo veremos un panorama general de la biotecnología moderna, destacando sus aplicaciones y su influencia en la sociedad; también describiremos de forma breve algunos de los métodos importantes empleados en tales aplicaciones. Organizaremos nuestra explicación en torno a cinco temas principales: **1.** los mecanismos del DNA recombinante que se encuentran en la naturaleza, principalmente en las bacterias y los virus; **2.** la biotecnología en la investigación forense, básicamente para la búsqueda de coincidencias de DNA; **3.** la biotecnología en la agricultura y ganadería, específicamente en la producción de plantas y animales transgénicos; **4.** el Proyecto del Genoma Humano y sus aplicaciones, y **5.** la biotecnología médica, con enfoque en el diagnóstico y tratamiento de los trastornos hereditarios.

13.2 ¿CÓMO SE RECOMBINA EL DNA EN LA NATURALEZA?

La mayoría de la gente cree que la constitución genética de una especie es constante, excepto por la mutación ocasional; no obstante, la realidad genética es mucho más fluida. Diversos procesos naturales pueden transferir DNA de un organismo a otro, en ocasiones incluso a organismos de especies diferentes. La tecnología del DNA recombinante empleada en el laboratorio a menudo se basa en estos procesos que ocurren de forma natural.

La reproducción sexual recombina el DNA

La reproducción sexual literalmente recombina el DNA de dos organismos diferentes. Como vimos en el capítulo 11, los cromosomas homólogos intercambian DNA por entrecruzamiento durante la meiosis I. Así, cada cromosoma de un gameto comúnmente contiene una mezcla de alelos de los dos cromosomas progenitores. En este sentido, cada óvulo y cada espermatozoide contienen DNA recombinante, proveniente de los dos progenitores del organismo. Cuando el espermatozoide fecunda al óvulo, la descendencia resultante también contiene DNA recombinante.

La transformación puede combinar el DNA de diferentes especies bacterianas

Las bacterias experimentan varios tipos de recombinaciones (**FIGURA 13-1**). La **transformación** permite que las bacterias capten DNA del ambiente (figura 13-1b). El DNA puede formar parte del cromosoma de otra bacteria, y aun de otras especies. Recordarás del capítulo 9 que la bacteria viva no virulenta de la neumonía puede captar genes de la bacteria muerta virulenta, lo cual permite que la bacteria que antes era inofensiva provoque neumonía (véase la figura 9-1). El hecho de haber descifrado el mecanismo de la transformación bacteriana fue un paso importante hacia el descubrimiento de que el DNA es el material genético.

La transformación también puede ocurrir cuando las bacterias captan las pequeñas moléculas circulares de DNA llamadas **plásmidos** (figura 13-1c). Muchos tipos de bacterias contienen plásmidos, cuyo tamaño va aproximadamente de 1000 a 100,000 nucleótidos de largo. Para fines comparativos, el cromosoma de la *E. coli* tiene alrededor de 4,600,000 nucleótidos de largo. Una sola bacteria puede contener docenas o aun cientos de copias de un plásmido. Cuando la bacteria muere, libera estos plásmidos hacia el ambiente, donde en ocasiones son captados por otra bacteria de la misma o de diferente especie. Además, las bacterias vivas a menudo transfieren los plásmidos directamente a otras bacterias vivas. También puede ocurrir la transferencia de plásmidos de las bacterias a la levadura, transportando así los genes de una célula procariótica a una eucariótica.

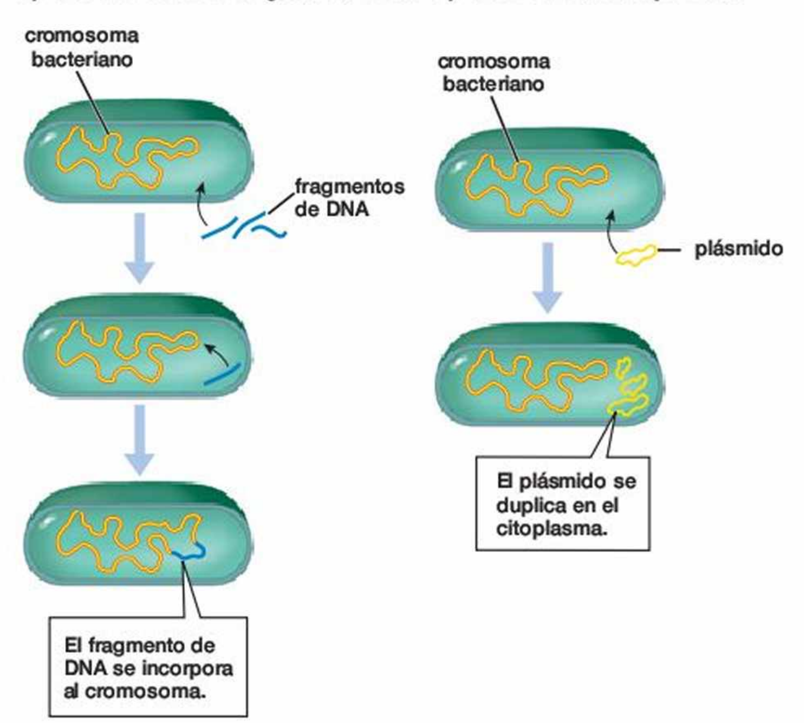


FIGURA 13-1 Recombinación en las bacterias *a)* Además de su cromosoma circular grande, las bacterias por lo común poseen pequeños anillos de DNA llamados plásmidos, los cuales con frecuencia portan genes útiles adicionales. La transformación bacteriana ocurre cuando las bacterias vivas captan *b)* fragmentos de cromosomas o *c)* plásmidos.

¿Para qué sirven los plásmidos? El cromosoma de una bacteria contiene todos los genes que la célula normalmente necesita para su supervivencia básica. Sin embargo, los genes transportados por los plásmidos permiten que la bacteria se desarrolle en ambientes nuevos. Algunos plásmidos contienen genes que permiten a la bacteria metabolizar fuentes de energía inusuales, como el petróleo. Otros plásmidos tienen genes que causan síntomas de enfermedades como la diarrea, en los animales u otros organismos infectados por la bacteria. (La diarrea puede beneficiar a la bacteria, ya que le permite diseminarse e infectar a nuevos huéspedes). Otros plásmidos portan genes que hacen que las bacterias crezcan, incluso en presencia de antibióticos como la penicilina. En ambientes donde es muy alto el uso de antibióticos, particularmente en los hospitales, las bacterias que portan plásmidos resistentes a los antibióticos se diseminan rápidamente entre los pacientes y personal médico, por lo cual las infecciones resistentes a los antibióticos llegan a ser un problema muy grave.

Los virus pueden transferir DNA entre especies

Durante una infección los virus, que a menudo son algo más que material genético encapsulado en una capa de proteína, transfieren el material genético a las células. Dentro de la célula infectada, se duplican los genes virales. Al ser incapaz de distinguir cuál es su propia información genética y cuál es la del virus, las enzimas de la célula huésped y los ribosomas sintetizan después proteínas virales. Los genes replicados y las proteínas virales se congregan dentro de la célula, formando nuevos virus que luego son liberados y que pueden infectar a nuevas células (**FIGURA 13-2**).

Algunos virus pueden transferir genes de un organismo a otro. En estos casos, el virus inserta su DNA en el cromosoma de la célula huésped. El DNA viral puede permanecer ahí durante días, meses o años. Cada vez que se divide la célula, duplica el DNA viral junto con su propio DNA. Cuando finalmente se producen los nuevos virus, algunos de los genes del huésped pueden incorporarse en el DNA viral. Si estos virus recombinados infectan a otras células e insertan su DNA en los cromosomas de la célula huésped, también se insertan segmentos del DNA anterior de la célula huésped.

La mayoría de los virus infectan y se duplican sólo en las células de bacterias, animales o especies de plantas específicas. Por ejemplo, el virus del moquillo canino, que con frecuencia resulta mortal en los perros, por lo común sólo infecta a perros, mapaches, nutrias y especies afines (aunque en la década de 1990 "rompió la barrera de las especies" y mató a

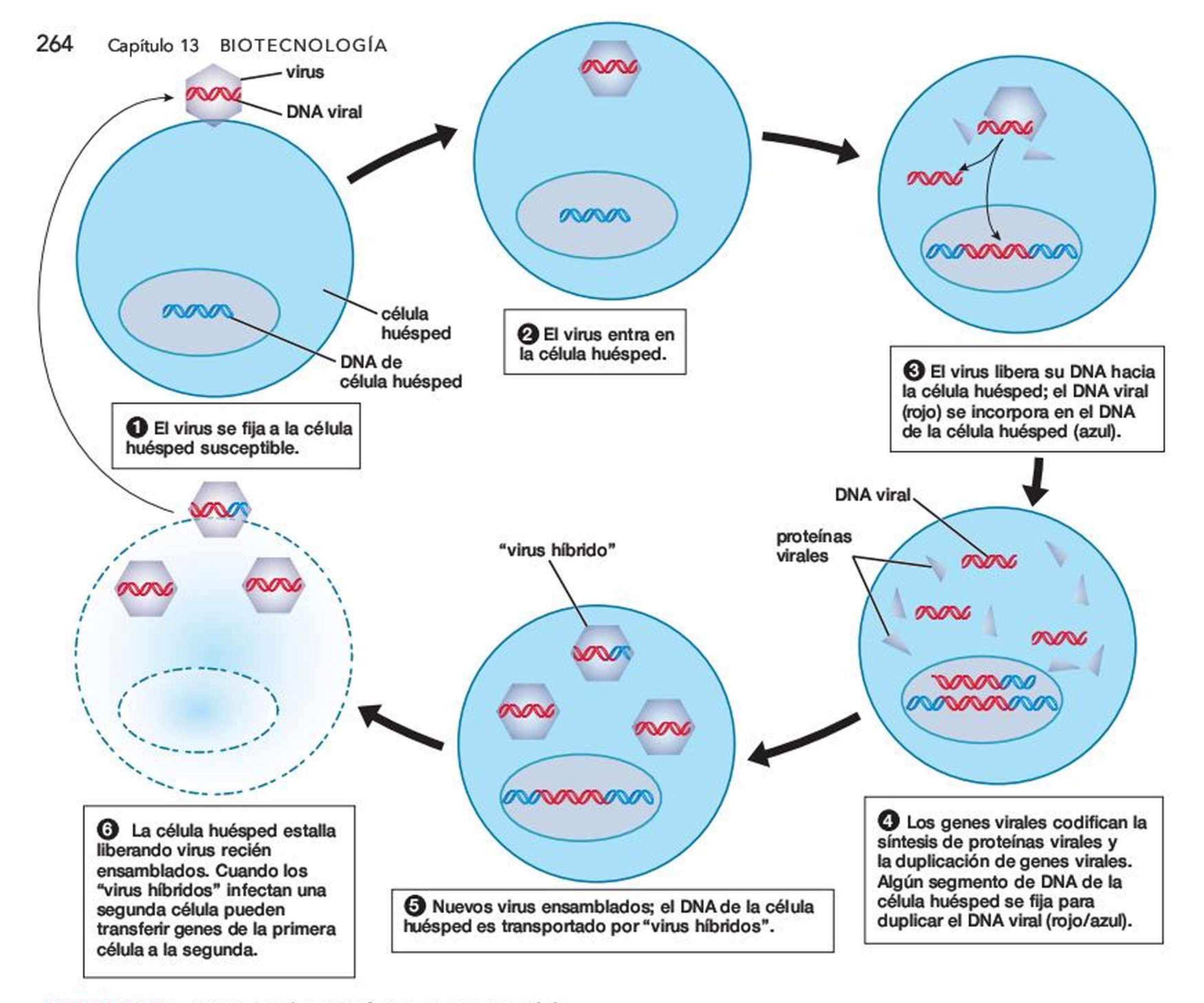


FIGURA 13-2 Los virus pueden transferir genes entre células

miles de leones en África). Por lo tanto, la mayoría de las veces, los virus diseminan el DNA huésped entre diferentes individuos de una sola especie o de una íntimamente relacionada. Sin embargo, algunos virus pueden infectar a especies no relacionadas entre sí. Por ejemplo, la influenza infecta a aves, cerdos y seres humanos. En estos casos los virus transfieren genes de una especie a otra.

13.3 ¿CÓMO SE EMPLEA LA BIOTECNOLOGÍA EN LA CIENCIA FORENSE?

Al igual que con cualquier otra tecnología, las aplicaciones de la biotecnología del DNA varían, dependiendo de las metas de quienes la emplean. Los científicos forenses necesitan identificar a víctimas y criminales; las empresas que recurren a la biotecnología buscan identificar genes específicos e insertarlos en organismos como bacterias, ganado o cultivos, y las empresas biomédicas y los médicos necesitan detectar los alelos defectuosos e idear las formas de fijarlos o de insertar en los pacientes los alelos que funcionen normalmente. Comenzaremos por describir unos cuantos métodos comunes para la manipulación del DNA, tomando su aplicación en el análisis forense del DNA como un ejemplo específico. Posteriormente, investigaremos cómo se aplica la biotecnología en la agricultura y la medicina.

En 2002, cuando los investigadores localizaron y obtuvieron las muestras de semen del caso de Earl Ruffin, necesitaron determinar si las muestras obtenidas de la víctima de violación en 1981 provenían realmente de Ruffin. Así, los nucleótidos de DNA encontrados en una muestra con 20 años de antigüedad, probablemente ya no estaba en buen estado. Y aun si se hubiese obtenido el DNA intacto, ¿cómo podrían los científicos forenses determinar si las muestras de DNA coincidían? Los científicos emplearon dos técnicas que se han vuelto imprescindibles en prácticamente todos los laboratorios que analizan el DNA. Primero, amplificaron una secuencia de DNA para disponer de suficiente material para llevar a cabo el análisis. Luego, determinaron si el DNA proveniente de las muestras de semen coincidía con el DNA de Ruffin. Examinemos brevemente esas dos técnicas.

La reacción en cadena de la polimerasa amplifica una secuencia específica de DNA

Desarrollada en 1986 por Kary B. Mullis de la Cetus Corporation, la **reacción en cadena de la polimerasa** (**PCR**, por las siglas de *polymerase chain reaction*) produce prácticamente

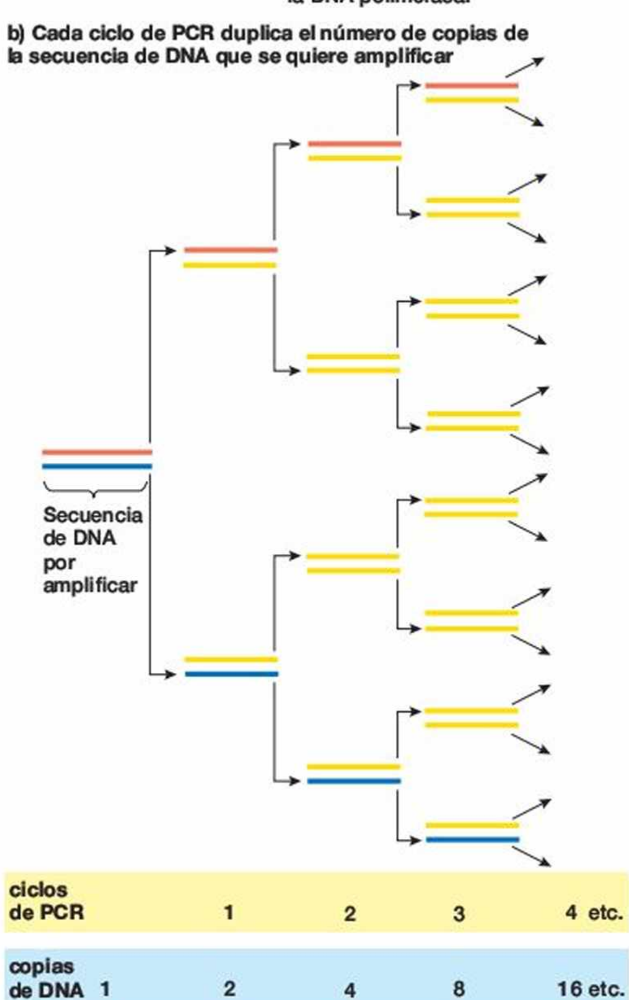


FIGURA 13-3 La PCR copia una secuencia específica de DNA La reacción en cadena de la polimerasa consta de una serie de 20 a 30 ciclos de calentamiento y enfriamiento. Después de cada ciclo, se duplica la cantidad del DNA meta. Después de 20 ciclos, se han sintetizado un millón de copias del DNA meta. **PREGUNTA: ¿Por qué los iniciadores son necesarios para la PCR?**

cantidades ilimitadas de DNA. Además, esta reacción puede emplearse para amplificar segmentos seleccionados de DNA, si así se desea; también es tan importante en la biología molecular que Mullis recibió el Premio Nobel de Química en 1993. Veamos ahora cómo la PCR amplifica una secuencia específica de DNA (FIGURA 13-3).

Cuando en el capítulo 10 describimos la duplicación del DNA, omitimos algo de su complejidad en la vida real. Una de las cuestiones que no explicamos es fundamental para la PCR: por sí misma, la DNA polimerasa no sabe dónde empezar a copiar una cadena de DNA. Cuando se desenrolla una molécula de DNA, las enzimas sintetizan un pequeño segmento de RNA complementario, llamado *iniciador (RNA primer)*, en cada cadena. La DNA polimerasa reconoce esta región de "iniciación" del DNA como el sitio donde comienza la duplicación del resto de la cadena de DNA.

En la PCR debe conocerse la secuencia de nucleótidos del inicio y fin de la secuencia específica de DNA que se va a amplificar. Se emplea un sintetizador de DNA para formar dos conjuntos de fragmentos de DNA, uno complementario en el inicio de una cadena del segmento de DNA, y otro complementario al inicio de la otra cadena. Estos iniciadores se utilizan para "decirle" a la DNA polimerasa dónde debe empezar a copiar.

En un tubo de ensayo pequeño, el DNA se mezcla con iniciadores (RNA primer), nucleótidos libres, y una DNA polimerasa especial, aislada de los microbios que viven en los manantiales de aguas termales (véase "Investigación científica: Aguas termales y la ciencia del calor"). La PCR incluye los siguientes pasos, donde se repiten los ciclos tantas veces como sea necesario para generar suficientes copias del segmento de DNA. La PCR sintetiza una secuencia específica de DNA en una progresión geométrica (1 → 2 → 4 → 8, etcétera), de manera que 20 ciclos de PCR forman aproximadamente un millón de copias, y un poco más de 30 ciclos forman mil millones de copias.

1. El tubo de ensayo se calienta de 90 a 95°C (194 a 203°F). Las altas temperaturas rompen los puentes de hidrógeno entre las bases complementarias, separando el DNA en cadenas individuales.
2. La temperatura se reduce a aproximadamente 50°C (122°F), lo cual permite a los dos iniciadores (RNA primer) formar pares de bases complementarias con las cadenas de DNA originales.
3. La temperatura se eleva a 70 o 72°C (158 o 161.6°F). La DNA polimerasa, dirigida por los iniciadores (RNA primer), utiliza los nucleótidos libres para hacer copias del segmento de DNA enlazado por los iniciadores.
4. Este ciclo se repite tantas veces como sea necesario.

Usando las mezclas apropiadas de iniciadores (RNA primer), nucleótidos libres y DNA polimerasa, una máquina de PCR inicia, una y otra vez, ciclos automáticos de calentamiento y enfriamiento. Cada ciclo dura sólo unos minutos, así que la PCR puede producir miles de millones de copias de un gen o una secuencia específica de DNA en una sola tarde, comenzando, si es necesario, a partir de una sola molécula de DNA, la cual está disponible para procedimientos forenses, clonación, preparación de organismos transgénicos y muchos otros fines.

La elección de los iniciadores determina cuáles secuencias de DNA se amplifican

¿Cómo sabe un laboratorio forense cuáles iniciadores debe utilizar? Después de años de agotadores trabajos de investigación, los expertos forenses encontraron que los pequeños segmentos repetidos de DNA, llamados *repeticiones cortas en tándem* (STR, por las siglas de *short tandem repeats*), pueden emplearse para identificar a la gente con una exactitud asombrosa. Piensa en las STR como genes muy cortos e intermi-

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Aguas termales y la ciencia del calor

En un manantial de aguas termales, como los que existen en el Parque Nacional de Yellowstone, el agua literalmente brota hirviendo y se va enfriando de forma gradual conforme fluye hacia el riachuelo más cercano (**FIGURA E13-1**). Quizá creas que estas aguas, con una temperatura tan elevada, y que por lo general contiene metales venenosos y compuestos de azufre, carecen de vida. Sin embargo, un examen más cuidadoso a menudo revela una diversidad de microorganismos, cada uno adaptado a una zona con diferente temperatura en el manantial. En 1966 en uno de los manantiales termales de Yellowstone, Thomas Brock de la Universidad de Wisconsin descubrió la *Thermus aquaticus*, que es una bacteria que vive en agua caliente como a 80°C (176°F).

Cuando Kary Mullis desarrolló por primera vez la reacción en cadena de la polimerasa, se topó con una dificultad técnica considerable. La solución de DNA debe calentarse casi hasta el punto de ebullición para separar la doble hélice en cadenas sencillas, luego enfriarse de manera que la DNA polimerasa pueda sintetizar nuevo DNA, y este proceso tiene que repetirse una y otra vez. La DNA polimerasa, como cualquier proteína "ordinaria", se *desnaturaliza (deja de funcionar)* por las altas temperaturas. Así, la nueva DNA polimerasa tendría que agregarse después de un ciclo de calentamiento, lo cual resultaba caro y requería demasiado trabajo.

Ahora veamos el *Thermus aquaticus*. Al igual que otros organismos, duplica su DNA cuando se reproduce. Pero debido a que vive en aguas termales, tiene una DNA polimerasa especialmente resistente al calor. Cuando se utiliza la DNA polimerasa del *T. aquaticus* en PCR, necesita agregarse a la solución de DNA una sola vez, cuando comienza la reacción.



FIGURA E13-1 Thomas Brock investiga el manantial Mushroom
Los colores en estos manantiales termales se deben a los minerales disueltos en el agua y a los diferentes tipos de microbios que viven a diversas temperaturas.

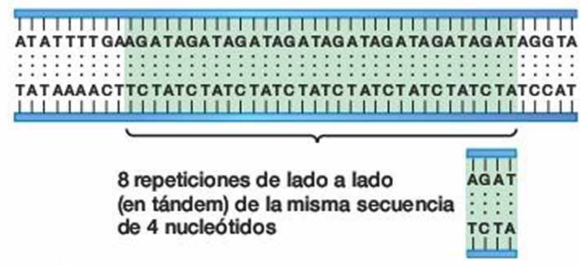


FIGURA 13-4 Repeticiones cortas en tándem comunes en las regiones de DNA no codificadas
Esta STR, llamada D5, no forma parte de cualquier gen conocido. La secuencia AGAT puede repetirse de 7 a 13 veces en individuos diferentes.

tentes (**FIGURA 13-4**). Cada STR es *corto* (consta de dos a cinco nucleótidos), *repetido* (aproximadamente de 5 a 15 veces) y *en tándem o en serie* (que tiene todas las repeticiones a lo largo una tras otra). Al igual que con cualquier gen, personas diferentes pueden tener alelos de STR diferentes. En el caso de un STR, cada alelo es simplemente una cantidad diferente de repeticiones de los mismos escasos nucleótidos.

En 1999 las autoridades competentes británicas y estadounidenses acordaron el uso de un conjunto de 10 a 13 STR, cada una de 4 nucleótidos de largo, que varían considerablemente entre individuos. Una coincidencia perfecta de 10 STR en el DNA de un sospechoso y el DNA encontrado en la escena del crimen significa que existe una posibilidad de menos de una en un trillón de que ambos DNA no provengan de la misma persona. Es más, parece que el DNA alrededor de las RTS no se degrada muy rápidamente, así que aunque sean muestras viejas de DNA, como las del caso de Ruffin, por lo regular tienen SRT que se encuentran intactas en su mayor parte.

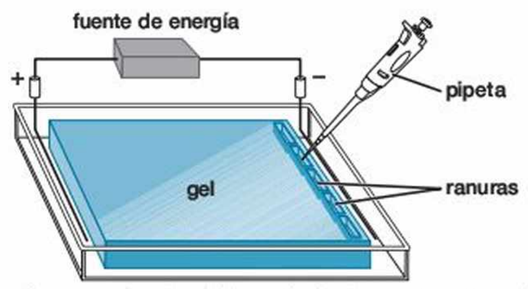
Los laboratorios forenses utilizan iniciadores de PCR que amplifican sólo el DNA que rodean inmediatamente las STR. Como los alelos de la STR varían en cuanto a las veces en que se repiten, también varían en tamaño: una STR con más repeticiones tiene más nucleótidos y es más grande. Por lo tanto, un laboratorio forense necesita identificar cada STR en una muestra de DNA y determinar su tamaño.

La electroforesis en gel separa los segmentos del DNA

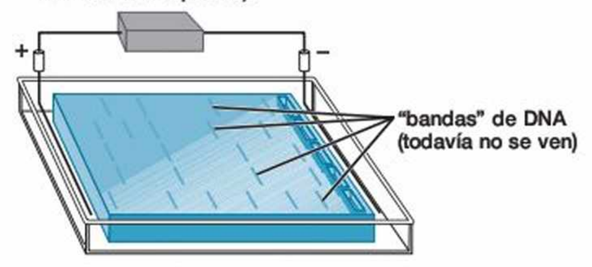
Los laboratorios forenses modernos utilizan aparatos avanzados y costosos para determinar el número de veces que la STR se repite en sus muestras. La mayoría de estos aparatos, sin embargo, se basan en dos métodos como los que se emplean en los laboratorios de biología molecular en todo el mundo: primero separan el DNA por tamaño; y luego etiquetan los segmentos de DNA específicos correspondientes.

La mezcla de los segmentos de DNA se separa mediante una técnica que se conoce como **electroforesis en gel** (**FIGURA 13-5**). Primero, la mezcla de fragmentos de DNA se vierten en ranuras (pozos) poco profundas, en una lámina de agarosa, un carbohidrato purificado de ciertos tipos de alga marina (figura 13-5a). La agarosa es uno de los diversos materiales que pueden formar un *gel*, que simplemente es una red de fibras con agujeros de varios tamaños entre ellas. El gel se coloca

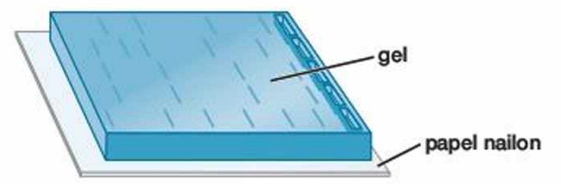
dentro de una cámara con electrodos conectados a cada extremo. Un electrodo es positivo y el otro es negativo; por lo tanto, la corriente fluye entre ellos *a través del gel*. ¿Cómo separa este proceso los segmentos de DNA? Recuerda que los grupos fosfato de los esqueletos de DNA tienen carga negativa. Cuando fluye la corriente eléctrica a través del gel, los fragmentos de DNA con carga negativa se desplazan hacia el electrodo con carga positiva. Debido a que los fragmentos más pequeños se deslizan con mayor facilidad por los agujeros del gel que los fragmentos más grandes, se mueven con mayor rapidez hacia el electrodo con carga positiva. Después, los fragmentos de DNA se separan según su tamaño, formando bandas características sobre el gel (figura 13-5b).



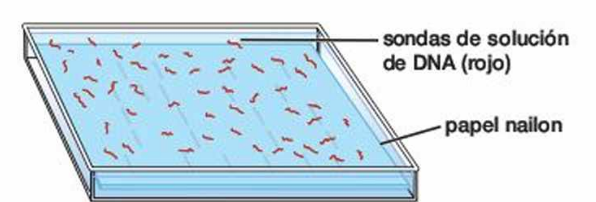
a) Las muestras de DNA son pipeteadas y colocadas en las ranuras (pozos) poco profundas en el gel. Se pasa corriente eléctrica a través del gel (negativa en un extremo de los pozos y positiva en el extremo opuesto).



b) La corriente eléctrica mueve los segmentos de DNA a través del gel. Las piezas más pequeñas de DNA se mueven más lejos hacia el electrodo positivo.



c) El gel se coloca en "papel" nailon especial. La corriente eléctrica impulsa al DNA fuera del gel hacia el papel nailon.



d) El papel nailon con DNA se baña en una solución de sondas de DNA etiquetadas (rojo) que son complementarias de segmentos de DNA específicos de la muestra de DNA original.

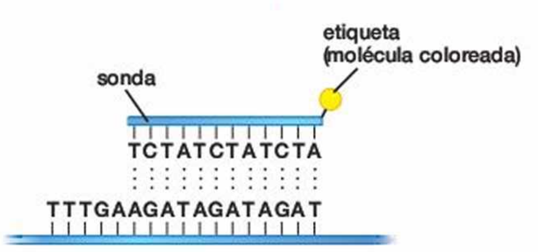


e) Segmentos complementarios de DNA etiquetados por las sondas (bandas rojas).

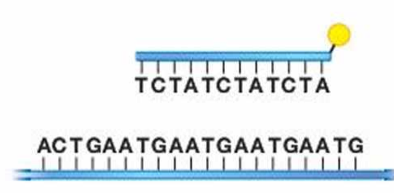
FIGURA 13-5 Electroforesis en gel que se usa para separar e identificar segmentos de DNA

Las sondas de DNA se emplean para etiquetar secuencias de nucleótidos específicas

Por desgracia, las bandas de DNA son invisibles. Hay varias opciones para teñir el DNA, aunque a menudo no son muy útiles para las técnicas forenses o médicas. ¿Por qué? Porque puede haber muchos fragmentos de DNA aproximadamente del mismo tamaño; por ejemplo, cinco o seis STR con la misma cantidad de repeticiones podrían mezclarse en la misma banda. ¿Cómo identifica un técnico una STR *específica*? Bueno, ¿cómo identifica la *naturaleza* las secuencias de DNA? ¡Correcto, apareando las bases! Comúnmente las dos cadenas de la doble hélice de DNA están separadas durante la electroforesis en gel, lo cual permite que los fragmentos del DNA sintético, llamados **sondas de DNA**, formen pares de bases con fragmentos específicos de DNA de la muestra. Las sondas son fragmentos cortos de DNA de una sola cadena de DNA que son complementarios a la secuencia de nucleótidos de una STR dada (o de cualquier otro DNA de interés en el gel). Las sondas de DNA se etiquetan, ya sea por radiactividad o agregándoles una de varias moléculas de colorante que las tiñen. Por lo tanto, una sonda de DNA dada etiquetará ciertas secuencias de DNA, y no otras (**FIGURA 13-6**).



STR 1: pares de bases de sonda y enlaces.



STR 2: la sonda no puede formar pares de bases; no se enlaza.

FIGURA 13-6 pares de bases de sondas de DNA con segmentos de DNA complementarios

Una vez que termina la técnica de electroforesis en gel, el técnico transfiere los segmentos de DNA de una cadena hacia fuera del gel y a un trozo de papel hecho de nailon (véase la figura 13-5c). Luego el papel se mete en una solución que contiene una sonda de DNA específica (véase la figura 13-5d), que se aparea con las bases y, por lo tanto, se enlaza sólo a una STR específica, haciéndola visible (véase la figura 13-5e). (El etiquetado de los fragmentos de DNA con las sondas de DNA radiactivas o coloreadas es un procedimiento estándar en la

mayoría de las aplicaciones. Sin embargo, por lo común en las aplicaciones forenses modernas, las STR se etiquetan directamente con moléculas de colorante durante la reacción de la PCR. Por lo tanto, las STR son visibles de inmediato en el gel y no es necesario teñirlas con sondas de DNA).

Cada individuo tiene su propio perfil de DNA

Hasta principios de la década de 1990, los técnicos forenses procesaban las muestras de DNA de la escena del crimen y de varios sospechosos, y las colocaban lado a lado en un gel, para observar cuál sospechoso, si es que había alguno, tenía el DNA que coincidiera con el que se encontró en el lugar del delito. Con el análisis de STR moderno, sin embargo, las muestras de DNA del sospechoso y de la escena del crimen pueden procesarse en diferentes tipos de gel, y en diferentes estados o países, aunque hayan transcurrido varios años. ¿Por qué? Las muestras de DNA procesadas en geles de STR producen un patrón llamado **perfil de DNA** (FIGURA 13-7), que se codifica al registrar el número de repeticiones para todos los genes de STR. La cantidad y las posiciones de las bandas en el gel se determinan por la cantidad de repeticiones de cada STR. Debido a que una STR forma parte de un gen, cada persona tiene dos copias de cada STR: una en cada cromosoma homólogo de cada par. Cada una de las dos copias de los "genes STR" podría tener el mismo número de repeticiones (el individuo sería homocigoto para ese gen STR) o diferentes números de repeticiones (el individuo sería heterocigoto). Por ejemplo, la primera persona de la figura 13-7 es heterocigoto para Penta D: el gel tiene dos bandas, con 9 repeticiones en un alelo y 14 repeticiones en el otro. La misma persona es homocigoto para CSF y D16, y el gel tiene bandas únicas de 11 y 12 repeticiones, respectivamente.

En muchas entidades de Estados Unidos cualquier convicto por ciertos delitos (asalto, robo, intento de homicidio, etcétera) debe dar una muestra de sangre. Empleando el arreglo estándar de STR, los técnicos determinan el perfil de DNA del delincuente. Este perfil se codifica (por el número de repeticiones de cada STR encontradas en el DNA del criminal) y se almacena en archivos de computadora en la dependencia estatal correspondiente, en el FBI o en ambos sitios. (En *CSI* y en otros programas de detectives de la televisión, cuando se escucha a los actores referirse al "CODIS", se trata del acrónimo de "Combined DNA Index System", una base de datos de perfiles de DNA que se almacena en las computadoras del FBI). Puesto que todos los laboratorios forenses usan las mismas computadoras de STR, pueden determinar fácilmente si el DNA que se encontró en otra escena del crimen, ya sea años antes o años después (cuando el delincuente haya sido puesto en libertad), coincide con uno de los millones de perfiles almacenados en las bases de datos del CODIS. Si coinciden las STR, entonces son abrumadoras las probabilidades de que el DNA de la escena del crimen dejado por la persona coincida con el perfil del CODIS. Si no hay ninguna coincidencia, el perfil de DNA tomado de la escena del crimen se conservará en los archivos. Algunas veces, años después, puede ser que el perfil de DNA de un criminal convicto recientemente coincida con el perfil archivado tomado de la escena del crimen y que, por lo tanto, finalmente se resuelva un "caso cerrado" (véase "Otro vistazo al estudio de caso" al final de este capítulo.)

13.4 ¿CÓMO SE UTILIZA LA BIOTECNOLOGÍA EN LA AGRICULTURA?

La principal meta de la agricultura consiste en obtener la mayor cantidad de alimentos con el menor gasto posible, y con el mínimo de pérdidas debido a las pestes como insectos y maleza. Muchos granjeros y proveedores de semillas han comenzado a emplear la biotecnología para lograr dicho propósito.

Muchos cultivos se modifican genéticamente

Actualmente, casi todos los organismos modificados de forma genética empleados en la agricultura son plantas. De acuerdo con el Departamento de Agricultura de Estados Unidos, en 2005 aproximadamente el 52 por ciento del maíz, el 79 por ciento del algodón y el 87 por ciento de la soya cultivados en ese país fueron transgénicos, es decir, que contenían genes de otras especies (véase la tabla 13-1). A nivel global, en 2004

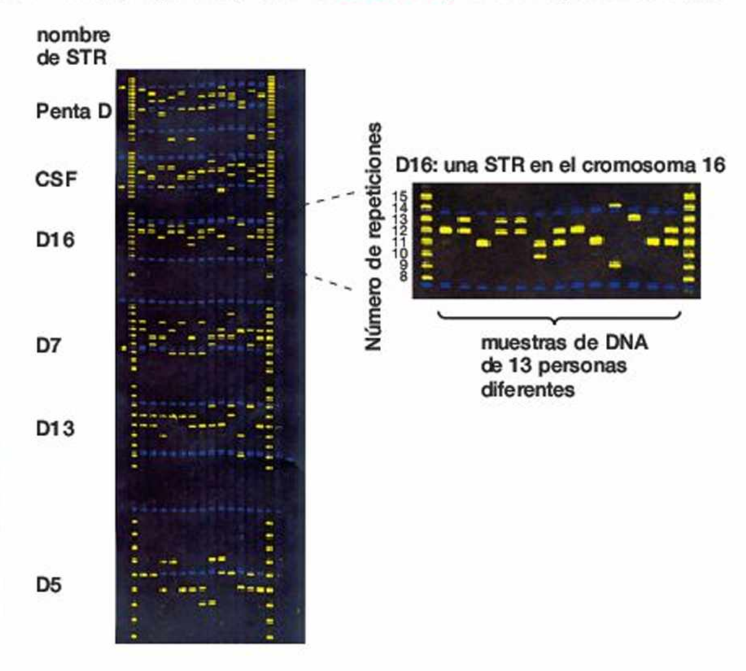


FIGURA 13-7 Perfiles de DNA
Las longitudes de las repeticiones cortas en tándem de DNA forman patrones característicos sobre un gel, el cual exhibe seis STR diferentes (Penta D, CSF, etcétera). Estas bandas de color verde-amarillo, espaciadas de manera uniforme de las partes izquierda y derecha del gel, muestran el número de repeticiones de las STR individuales. Las muestras de DNA de 13 personas diferentes se pasaron entre estos estándares, lo que resultó en una o dos bandas por carril vertical. En la ampliación de la STR D16 de la derecha, por ejemplo, el DNA de la primera persona tiene 12 repeticiones; la segunda persona, 13 y 12; la tercera, 11, y así sucesivamente. Aunque algunas personas tienen el mismo número de repeticiones de algunas STR, ninguna tiene el mismo número de repeticiones de todas las STR. (Foto cortesía de la doctora Margaret Kline, del Instituto Nacional de Estándares y Tecnología). PREGUNTA: En cualquier perfil de DNA de un individuo, una STR dada siempre exhibe una o dos bandas. Además, las bandas únicas son siempre aproximadamente dos veces tan brillantes como cada banda de un par. Por ejemplo, en la STR D16 de la derecha, las bandas únicas de las muestras de DNA primera y tercera son dos veces más brillantes que los pares de bandas de las muestras segunda, cuarta y quinta. ¿Por qué?

Tabla 13-1 Cultivos sometidos a ingeniería genética con aprobación del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA)

Característica sometida a ingeniería genética	Ventaja potencial	Ejemplos de cultivos con bioingeniería con aprobación del USDA
Resistencia a herbicidas	La aplicación de herbicidas mata la maleza, pero no a las plantas de cultivo, y se producen así cosechas muy abundantes.	remolacha, canola, maíz, algodón, lino, papa, arroz, soya, jitomate
Resistencia a plagas	Las plantas de cultivo sufren menos daño por insectos, y se producen así cosechas muy abundantes.	maíz, algodón, papa, arroz, soya
Resistencia a enfermedades	Las plantas son menos proclives a adquirir infecciones por virus, bacterias u hongos, y se producen así cosechas muy abundantes.	papaya, papa, calabaza
Estéril	Las plantas transgénicas no pueden cruzarse con las variedades silvestres, por lo que son más seguras para el medio ambiente y más productivas en términos económicos para las compañías que venden las semillas.	achicoria, maíz
Contenido de aceite alterado	Los aceites son seguros para el consumo humano o se pueden producir como se hace con los aceites más caros (como los de palma o de coco).	canola, soya
Maduración alterada	Las frutas se pueden embarcar con menos daños, lo cual genera mayores rendimientos para el agricultor.	jitomate

cerca de 200 millones de acres de tierra fueron plantados con cultivos transgénicos, lo cual representó un incremento de más del 20 por ciento en relación con el año anterior. Por lo común, los cultivos se modifican para aumentar su resistencia a insectos y herbicidas.

Muchos herbicidas matan a las plantas al inhibir una enzima que éstas utilizan, así como los hongos y algunas bacterias —pero no los animales— para sintetizar aminoácidos como tirosina, triptófano y fenilalanina. Sin estos aminoácidos, las plantas no pueden sintetizar proteínas y por lo tanto mueren. A muchos cultivos transgénicos resistentes a los herbicidas se les ha incorporado un gen bacteriano que codifica una enzima que funciona aun en presencia de tales herbicidas, de manera que las plantas continúan sintetizando cantidades normales de aminoácidos y de proteínas. Los cultivos resistentes a los herbicidas permiten a los granjeros matar hierba mala sin dañar sus cultivos, y al desaparecer ésta, disponen de más agua de riego, nutrimentos y luz solar, logrando así cosechas mucho más abundantes.

Para fomentar la resistencia a los insectos, a muchos cultivos se les incorpora un gen llamado *Bt,* de la bacteria *Bacillus thuringiensis*. La proteína codificada por este gen daña el tracto digestivo de los insectos (pero no de los mamíferos). Los cultivos Bt transgénicos a menudo sufren mucho menos daños por los insectos (**FIGURA 13-8**) y por ende los agricultores utilizan menos pesticidas en sus campos.

¿Cómo le haría una compañía de semillas para elaborar una planta transgénica? Examinemos el proceso usando como ejemplo plantas con Bt resistentes a insectos.



FIGURA 13-8 Plantas con Bt que resisten el ataque de insectos Las plantas de algodón transgénico con el gen Bt (derecha) resisten el ataque del gusano algodonero, el cual se come las semillas de esa planta. Por lo tanto, las plantas transgénicas producen mucho más algodón que las no transgénicas (izquierda). **PREGUNTA: ¿Cómo podrían los cultivos resistentes a los herbicidas reducir la erosión de la capa vegetal (mantillo)?**

Se clona el gen deseado

La clonación de un gen comúnmente implica dos tareas: **1.** obtener el gen y **2.** insertarlo en un plásmido, de modo que puedan hacerse una enorme cantidad de copias del gen.

Hay dos maneras comunes de obtener un gen. Durante mucho tiempo, el único método práctico era aislar el gen del organismo que lo produce. En la actualidad, con frecuencia la biotecnología sintetiza el gen, o una versión modificada de éste, en el laboratorio, empleando sintetizadores de PCR o DNA.

Una vez que se obtiene el gen, ¿por qué hay que insertarlo en un plásmido? Los plásmidos, que son moléculas circulares pequeñas de DNA de la bacteria (véase la figura 13-1), se duplican cuando la bacteria se reproduce. Por consiguiente, una vez que se inserta el gen deseado en un plásmido, el hecho de producir una enorme cantidad de copias del gen es tan sencillo como cultivar muchas bacterias. La inserción de un gen en un plásmido le permite también separarse fácilmente de la bacteria, logrando así la purificación parcial del gen, librándolo del DNA del cromosoma de la bacteria. Finalmente, los plásmidos pueden ser captados por otras bacterias (esto es importante al producir plantas con Bt transgénicas) o inyectados directamente en los óvulos de animales.

Las enzimas de restricción cortan el DNA en secuencias de nucleótidos específicas

Los genes se insertan en los plásmidos mediante la acción de las **enzimas de restricción**, aislados de una amplia variedad de bacterias. Cada enzima de restricción corta el DNA en una secuencia de nucleótidos específica. Muchas enzimas de restricción cortan en el mismo sitio las dos cadenas de la doble hélice de DNA. Otras hacen un corte "escalonado", recortan-

do el DNA en diferentes sitios en cada una de las dos cadenas, de forma que las secciones de una sola cadena cuelguen de los extremos de DNA. Puesto que estas secciones de una cadena pueden formar pares de base con bases complementarias, y así adherirse a otros segmentos de DNA de una sola cadena, a menudo se les conoce como "extremos pegajosos" (FIGURA 13-9).

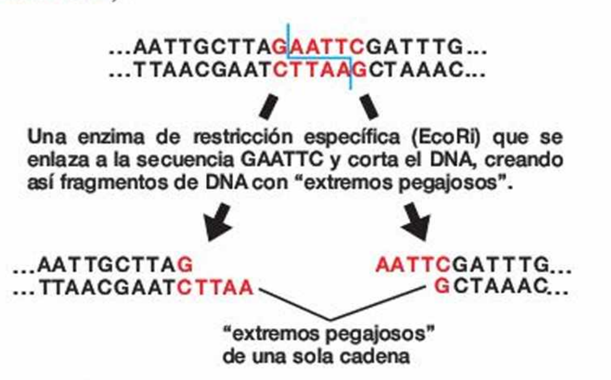


FIGURA 13-9 Algunas enzimas de restricción dejan "extremos pegajosos" cuando cortan el DNA

El corte de dos segmentos de DNA con la misma enzima de restricción les permite mantenerse juntos

Para insertar el gen *Bt* en un plásmido, se emplea la misma enzima de restricción para cortar el DNA en cualquiera de los lados del gen *Bt* y para abrir el DNA circular del plásmido (FIGURA 13-10a). Como resultado, los extremos del gen *Bt* y el DNA del plásmido abierto tienen ambos nucleótidos complementarios en sus extremos pegajosos. Cuando los plásmidos y los genes *Bt* cortados se mezclan, el apareado de bases entre los extremos pegajosos permite a algunos de los genes *Bt* llenar el DNA circular del plásmido (FIGURA 13-10b). Se agrega la DNA ligasa (véase el capítulo 9) a la mezcla para enlazar de forma permanente los genes *Bt* al plásmido. Las bacterias se transforman después con las plásmidos (FIGURA 13-10c). Al manipular correctamente los plásmidos y las bacterias, los técnicos en biotecnología aíslan y cultivan sólo las bacterias con el plásmido deseado.

Los plásmidos se utilizan para insertar el gen Bt en una planta

La bacteria *Agrobacterium tumefaciens,* la cual contiene un plásmido especializado llamado plásmido Ti (*tumor-inducing*, inducción de tumor), puede infectar a muchas especies de plantas. Cuando la bacteria infecta a una célula vegetal, el plásmido Ti inserta su DNA en uno de los cromosomas de la célula vegetal. De ahí en adelante, en cualquier momento la célula vegetal se divide, y duplica también el DNA del plásmido Ti, y todas sus células hijas heredan el DNA Ti. (Los genes del plásmido Ti causan tumores a la planta; sin embargo, los técnicos en biotecnología han aprendido la forma de producir plásmidos Ti "incapacitados" que sean inofensivos). Para obtener plantas resistentes a los insectos, se insertan genes *Bt* a los plásmidos Ti inofensivos. Se permite que las bacterias *A. tumefaciens* capten plásmidos e infecten a las células vegetales que se cultivan (FIGURA 13-10d). Los plásmidos Ti modificados insertan el gen *Bt* en los cromosomas de las células vegetales, de manera que ahora éstas tengan el gen *Bt* de forma permanente (FIGURA 13-10e). Los tratamientos hormonales adecuados

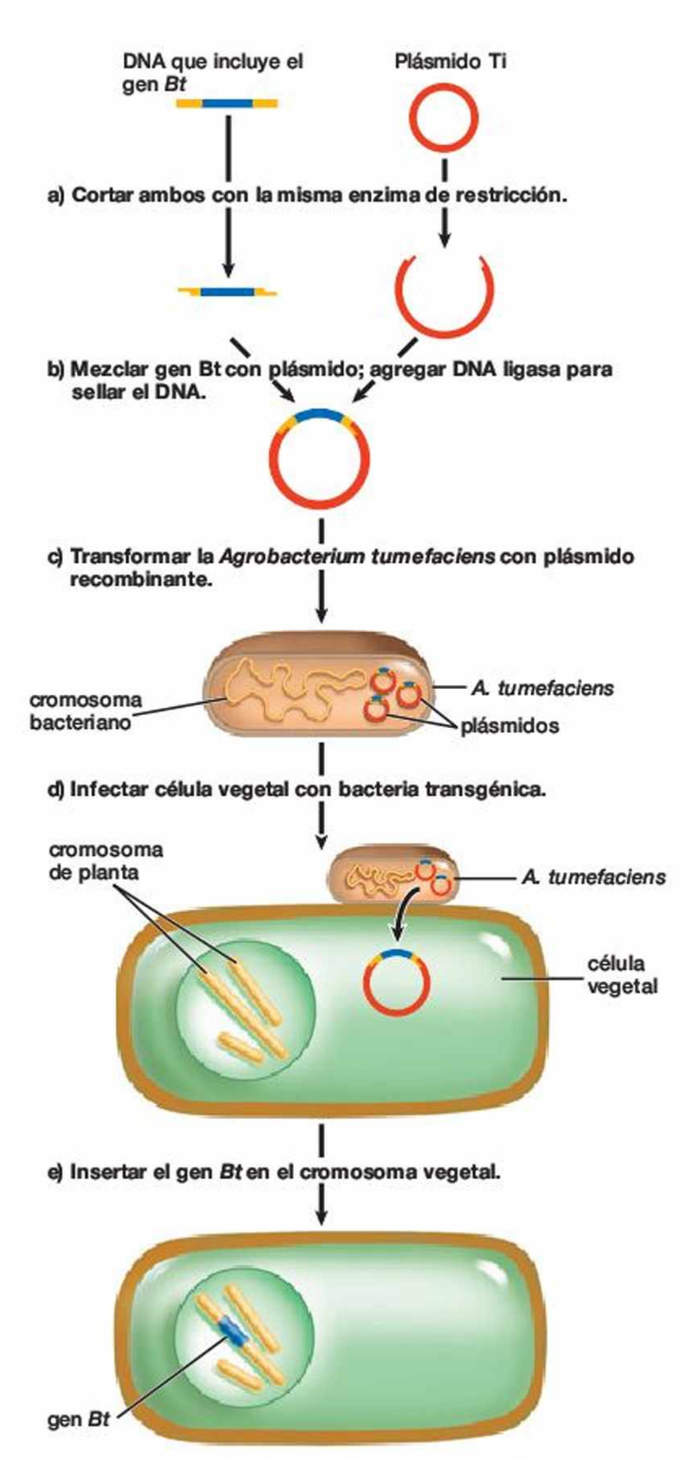


FIGURA 13-10 Empleo de Agrobacterium tumefaciens para insertar el gen Bt en plantas

estimulan las células de las plantas transgénicas para dividirse y diferenciar las plantas enteras. Estas plantas se reproducen entre sí, o con otras, para crear cultivos valiosos comercialmente, que sean resistentes al ataque de los insectos.

Las plantas genéticamente modificadas sirven para elaborar medicamentos

Pueden emplearse técnicas similares para insertar en las plantas los genes médicamente útiles para producir medicamentos. Por ejemplo, se podría someter una planta a la ingeniería

genética para producir proteínas inofensivas como las que se encuentran normalmente en las bacterias o los virus patógenos. Si estas proteínas resisten la digestión en el estómago e intestino delgado, el simple hecho de comer esas plantas actuaría como una vacuna contra los organismos patógenos. Hace varios años, tales "vacunas comestibles" se consideraban una forma excelente para la vacunación, ya que no habría necesidad de producir vacunas purificadas, no requerirían refrigeración y, por supuesto, no serían necesarias las agujas. Recientemente, sin embargo, muchos investigadores biomédicos informaron que las vacunas de plantas comestibles en realidad no son una buena idea, porque en ellas no existe una forma eficaz de controlar la dosis: si se usa muy poca cantidad el usuario no desarrollaría una buena inmunidad; en tanto que si la cantidad es grande, las proteínas de la vacuna resultarían dañinas. No obstante, vale la pena producir proteínas de vacuna en plantas. Las compañías farmacéuticas sólo tienen que extraer y purificar las proteínas antes de usarlas. En la actualidad las vacunas producidas en plantas contra la hepatitis B, la rabia y ciertos tipos de diarreas se están probando en casos clínicos.

Los biólogos moleculares podrían someter también a las plantas a la ingeniería genética para elaborar anticuerpos humanos que combatirían diversas enfermedades. Cuando un microbio invade tu organismo, pasan varios días antes de que tu sistema inmunitario responda y produzca la cantidad suficiente de anticuerpos para combatir la infección. Mientras tanto, te sientes muy mal e incluso puedes morir si la enfermedad es muy grave. Una inyección directa de grandes cantidades de los anticuerpos correctos te aliviaría la enfermedad casi instantáneamente. Aunque nadie ha probado todavía en la práctica médica los anticuerpos derivados de las plantas, ya se están haciendo pruebas clínicas contra las bacterias que provocan caries dentales o el linfoma no-Hodgkin (un cáncer del sistema linfático). Resultaría ideal que tales "planticuerpos" se produjeran a bajo costo para que esta terapia estuviera al alcance de todos los estratos sociales.

Los animales genéticamente modificados pueden ser de utilidad en agricultura y en medicina

A diferencia de las plantas, los animales —en especial los vertebrados— son muy difíciles de producir a partir de células individuales en cajas de Petri. Por lo tanto, crear animales transgénicos por lo general requiere inyectar el DNA deseado, a menudo incorporado en un virus inofensivo, en un óvulo fecundado. Usualmente al óvulo se le permite dividirse unas cuantas veces en un cultivo, antes de implantarse en una madre sustituta. Si los descendientes están saludables y manifiestan el gen extraño, entonces se juntan para producir organismos homocigotos transgénicos. Hasta ahora se ha visto que, desde el punto de vista comercial, es difícil producir ganado transgénico de valor, pero varias compañías en todo el mundo están trabajando en ello.

Un ejemplo de lo anterior es Nexia Biotech, donde sometieron a ingeniería a un rebaño de cabras para que portaran genes de la seda de araña y secretaran la proteína de la seda por su leche. El Bio-Steel® resultante puede hilarse para obtener una seda que es cinco veces más fuerte que el acero y dos veces más resistente que la fibra Kevlar®, que comúnmente se emplea en los chalecos blindados. Varios tipos de peces, a los cuales se les agregaron genes con hormonas de crecimiento, aumentaron de tamaño con mayor rapidez que los peces sin este tratamiento y, además, no presentaron efectos secundarios desagradables. Sin embargo, todavía es motivo de controversia el hecho de si deben permitirse este tipo de "granjas de peces", básicamente porque es preocupante pensar en lo que ocurriría si éstos se escaparan y llegaran a donde viven peces silvestres.

Asimismo, los técnicos en biotecnología están desarrollando animales que producirán medicamentos, como los anticuerpos humanos u otras proteínas esenciales. Por ejemplo, hay ovejas cuya leche contiene una proteína, la alfa-1-antitripsina, que podría resultar valiosa para tratar la fibrosis quística. Otro ganado transgénico se sometió a la ingeniería genética para que su leche contuviera eritropoyetina (una hormona que estimula la síntesis de glóbulos rojos), factores de coagulación (para el tratamiento de la hemofilia), proteínas para evitar la formación de coágulos (para tratar los ataques cardiacos causados por los coágulos sanguíneos en las arterias coronarias).

13.5 ¿CÓMO SE EMPLEA LA BIOTECNOLOGÍA PARA APRENDER SOBRE EL GENOMA HUMANO?

Los genes influyen prácticamente en todas las características de los seres humanos, incluidos el género, la estatura, el color del cabello, la inteligencia, así como la susceptibilidad ante los organismos patógenos y sustancias tóxicas en el ambiente. Para comenzar a entender cómo influyen los genes en nuestras vidas, el Proyecto del Genoma Humano fue presentado en 1990, con la finalidad de determinar la secuencia de nucleótidos en todo el DNA de nuestro conjunto de genes, llamado el genoma humano.

En 2003 este proyecto mancomunado de los biólogos moleculares de varios países preparó la secuencia del genoma humano con una precisión de cerca del 99.99 por ciento. Para sorpresa de mucha gente, el genoma humano contiene sólo aproximadamente 21,000 genes, lo cual comprende casi el 2 por ciento del DNA. Algo del restante 98 por ciento consiste en factores y regiones que regulan la frecuencia de la transcripción de los genes individuales; aunque en realidad se desconoce cuánto del DNA lo hace.

¿Qué tan benéfico es hacer la secuencia del genoma humano? Primero, se descubrieron muchos genes cuyas funciones se desconocen por completo. Ahora que ya se tienen identificados estos genes y se determinó su secuencia, el código genético permite a los biólogos predecir las secuencias de los aminoácidos de las proteínas que codifican. Al comparar estas proteínas con las proteínas familiares, cuyas funciones ya se conocen, podremos averiguar lo que hacen algunos de estos genes.

Segundo, una vez conocida la secuencia de nucleótidos de los genes humanos, esto tendrá una enorme influencia sobre la práctica médica. En 1990 se descubrieron menos de 100 genes que estaban asociados con las enfermedades humanas. Para 2003 esta cifra se había disparado a más de 1400, debido en gran parte al Proyecto del Genoma Humano.

Tercero, no hay un "genoma humano" único (porque de otra forma todos nosotros seríamos gemelos idénticos). La *mayoría* del DNA de todos quienes habitamos este planeta es el mismo, pero cada uno de nosotros portamos un conjunto de

alelos único. Algunos de estos alelos pueden causar, o quizá favorecer, el desarrollo de varias condiciones médicas, incluyendo el síndrome de Marfan, la anemia de células falciformes, la fibrosis quística (descritas en capítulos anteriores), el cáncer de mama, el alcoholismo, la esquizofrenia, las enfermedades cardiacas, la enfermedad de Huntington, Alzheimer y muchas más. El mayor logro del Proyecto del Genoma Humano será ayudar a diagnosticar los trastornos genéticos o predisposiciones, y con optimismo desarrollar en el futuro tratamientos o aun curas, como describiremos en los siguientes apartados.

Cuarto, el Proyecto del Genoma Humano, junto con numerosos proyectos similares que han hecho la secuencia de los genomas de organismos tan diversos como bacterias, ratones y chimpancés, nos ayudan a apreciar nuestro sitio en la evolución de la vida en la Tierra. Por ejemplo, el DNA de los seres humanos y de los chimpancés difiere sólo aproximadamente en un 1.2 por ciento. La comparación de las similitudes y las diferencias ayuda a los biólogos a entender cuáles diferencias genéticas nos hacen humanos, y a preguntarnos por qué somos susceptibles a ciertas enfermedades, mientras que los chimpancés no lo son.

13.6 ¿CÓMO SE UTILIZA LA BIOTECNOLOGÍA EN EL DIAGNÓSTICO MÉDICO Y EN EL TRATAMIENTO DE LAS ENFERMEDADES?

Muchas personas sufren de trastornos hereditarios como anemia de las células falciformes, síndrome de Marfan y fibrosis quística, por mencionar sólo algunos de los que hemos visto anteriormente en este texto. Durante más de una década se ha empleado la biotecnología de forma rutinaria en el diagnóstico de los trastornos hereditarios. Los padres en potencia tienen la oportunidad de saber si son portadores de un trastorno genético, y al embrión se le puede diagnosticar de manera temprana durante el embarazo (véase "Guardián de la salud: Diagnóstico genético prenatal", más adelante en este capítulo). Hace relativamente poco tiempo, los investigadores médicos empezaron a utilizar la biotecnología en un intento por curar o al menos tratar los trastornos genéticos.

La tecnología del DNA puede emplearse para diagnosticar trastornos hereditarios

Una persona hereda una enfermedad genética porque él o ella heredan uno o más alelos disfuncionales. Los alelos defectuosos difieren de los alelos normales y funcionales a causa de diferencias en la secuencia de nucleótidos. Actualmente se emplean dos métodos para saber si una persona es portadora de un alelo normal o de un alelo disfuncional.

Las enzimas de restricción pueden cortar los diferentes alelos de un gen en sitios diferentes

Recuerda que las enzimas de restricción cortan el DNA sólo en secuencias de nucleótidos específicas. Puesto que los cromosomas son tan grandes, cualquier enzima de restricción dada comúnmente corta el DNA de un cromosoma en muchos sitios, produciendo así muchos *fragmentos de restricción.* ¿Qué sucede si dos cromosomas homólogos tienen alelos diferentes de varios genes, y algunos alelos tienen secuencias de nucleótidos que puede *cortarse* mediante una enzima de restricción, en tanto que otros tienen secuencias de nucleótidos que la enzima *no* puede cortar? El resultado será una mezcla de segmentos de DNA de varias longitudes, las cuales se llaman **polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción** (**RFLP**, por las siglas de *restriction fragment length polymorphisms* [se pronuncia "riff-lips"]). Estas palabras, más bien rimbombantes, sólo significan que las enzimas *de restricción* cortaron el DNA en *fragmentos* de varias *longitudes*, y que los cromosomas homólogos (de una misma persona o de diferentes personas) pueden diferir (o ser *polifórmicos*) en cuanto a la longitud de los fragmentos. ¿Por qué esto resulta útil? Primero, si personas diferentes tienen RFLP diferentes, ello serviría para identificar las muestras de DNA. De hecho, a inicios de la década de 1990, antes de que el STR se convirtiera en la norma de oro en la investigación del DNA forense, los RFLP se empleaban para determinar si el DNA hallado en una escena del crimen coincidía con el DNA de un sospechoso. Segundo, con base en una cuidadosa investigación y un poco de suerte, los alelos de importancia médica algunas veces se identifican por la diferencia en la longitud de los fragmentos de restricción producidos al cortar con una enzima de restricción específica.

El análisis RFLP se ha vuelto una técnica estándar para diagnosticar la anemia de células falciformes, incluso en un embrión. Quizá recuerdes que este tipo de anemia es causada por una mutación puntual, en la cual la timina sustituye a la adenina cerca del comienzo del gen de globina. Esto origina que un aminoácido hidrofóbico (valina) se coloque en la proteína globina en vez de un aminoácido hidrofílico (ácido glutamínico; véase la página 172 del capítulo 10). Las valinas hidrofóbicas ocasionan que las moléculas de hemoglobina se amontonen, lo que distorsiona y debilita los glóbulos rojos.

Una enzima de restricción, llamada MstII, corta el DNA cerca de la mitad de los alelos normales y de las células falciformes. Corta también el DNA precisamente afuera de ambos alelos. Sin embargo, el alelo normal de globina, pero *no* el alelo de células falciformes, también se corta en un tercer sitio (**FIGURA 13-11a**). La enzima MstII también corta el resto del cromosoma en muchos otros sitios que no tienen nada que ver con la anemia de las células falciformes. ¿Cómo se identifica el único corte? Una sonda de DNA se sintetiza y es complementaria a la parte del alelo de globina que se extiende en el sitio del único corte. Cuando el DNA de células falciformes se corta con MstII, y se trabaja en gel, esta sonda etiqueta una sola banda larga (**FIGURA 13-11b**). Cuando el DNA normal se corta con MstII, la sonda etiqueta dos bandas, una pequeña y la otra no tan larga como la banda de las células falciformes. Alguien que sea homocigoto del alelo de globina normal tendrá dos bandas; alguien que sea homocigoto del alelo de las células falciformes tendrá una banda, y un heterocigoto tendrá tres bandas. Los genotipos de padres, hijos y fetos pueden determinarse usando esta sencilla prueba.

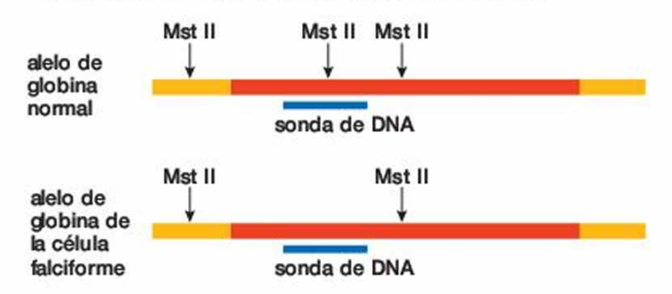
Los alelos diferentes pueden enlazarse con sondas de DNA diferentes

En el capítulo 12 tratamos brevemente la fibrosis quística, que es una enfermedad causada por un defecto en una proteína que normalmente transporta cloro a través de las membranas celulares. Hay más de 1000 alelos diferentes, todos ellos en el mismo sitio del gen, y cada uno codifica una proteína defectuosa ligeramente diferente que transporta cloro. Una persona, ya sea con uno o dos alelos normales, sintetiza

suficientes proteínas funcionales transportadoras de cloro y, por lo tanto, no desarrolla fibrosis quística. Otra persona con dos alelos defectuosos (pueden ser iguales o diferentes) no sintetiza proteínas transportadoras completamente funcionales y sí desarrolla la fibrosis quística. Por consiguiente, la enfermedad es hereditaria como un simple rasgo recesivo.

¿Cómo puede alguien diagnosticar un trastorno si existen mil alelos diferentes? La mayoría de estos alelos son extremadamente raros; sólo 32 alelos son responsables de aproximadamente el 90 por ciento de los casos de fibrosis quística. Es más, 32 alelos son muchos. Aunque los investigadores probablemente encontraran enzimas de restricción que corten la mayoría de estos alelos en forma diferente del alelo normal, las pruebas incluirían docenas de enzimas diferentes, que produzcan docenas de patrones distintos de segmentos de DNA que necesitarían ser trabajados en docenas de geles también diferentes. Entonces, el costo resultaría astronómico.

Sin embargo, cada alelo tiene una secuencia de nucleótidos diferente. Por consiguiente, una cadena de cada alelo formará pares de bases perfectos sólo con su propia cadena complementaria, no con ninguna otra. Ahora varias compañías producen "arreglos" de fibrosis quística, los cuales son piezas de papel filtro especial donde se enlazan segmentos de la cadena única de DNA. Cada segmento de DNA es complementario a un alelo de fibrosis quística diferente (FIGURA 13-12a). El DNA de una persona se corta en pequeños segmentos, que se separan en cadenas únicas y luego se etiquetan. Después, el arreglo se baña en la solución que resulta de los fragmentos etiquetados de DNA. Con las condiciones adecuadas, sólo una cadena complementaria perfecta del DNA de la persona se enlazará con un lugar dado del DNA en el arreglo, aunque una sola base "equivocada" evitará el enlace con el DNA de la persona. Dependiendo de la cantidad de alelos diferentes representados en el arreglo, hasta 95 por ciento de todos los



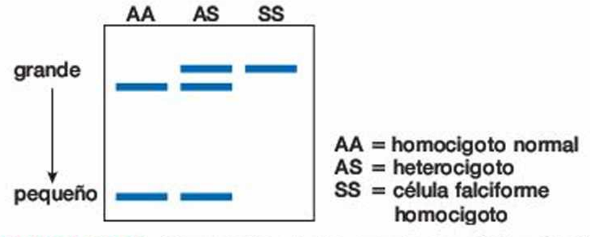
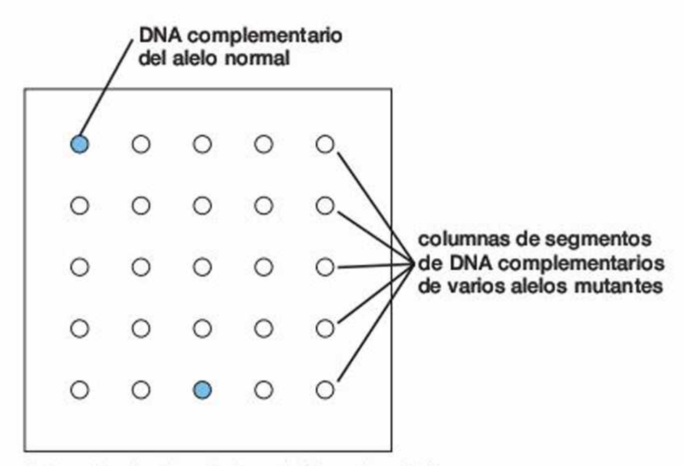


FIGURA 13-11 Diagnóstico de la anemia de células falciformes con enzimas de restricción
a) El alelo de globina normal y el alelo de células falciformes (que se muestran en rojo) se cortan a la mitad por la enzima de restricción MstII (flecha del extremo derecho). El alelo normal también se corta en otro sitio único (flecha intermedia). Finalmente, sin importar cuál alelo esté presente, se corta el cromosoma un poco más adelante del sitio del gen de globina (flecha del extremo izquierdo). Una sonda de DNA (azul) se sintetiza y es complementaria del DNA en ambos lados del único sitio de corte. Por consiguiente, la sonda etiquetará dos fragmentos del DNA del alelo normal, pero sólo un fragmento del alelo de la célula falciforme. ***b)*** El corte de DNA se trabaja en un gel y se hace visible con la sonda de DNA. El fragmento grande de DNA del alelo de la célula falciforme está cerca de donde comienza el gel; mientras que los fragmentos más pequeños del alelo normal se trabajarán más adelante en el gel.



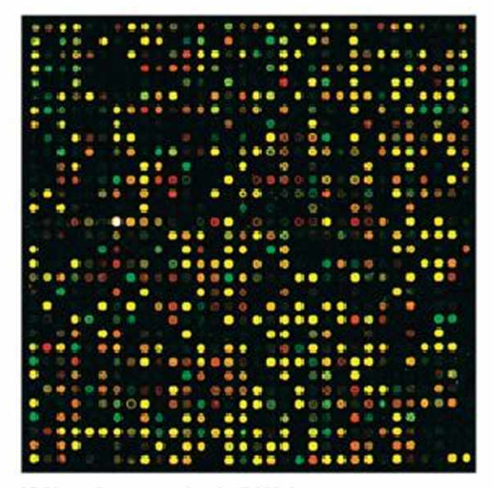


FIGURA 13-12 Arreglos de DNA en medicina y para investigación
a) El DNA de un paciente se corta en fragmentos pequeños, que se separan en cadenas únicas y se etiquetan (azul, en este diagrama). El arreglo del tamizado de fibrosis quística se baña en esta solución de DNA etiquetado. Cada alelo de fibrosis quística se puede enlazar con un solo fragmento específico de DNA complementario del arreglo. En este diagrama simplificado, el paciente tiene un alelo normal (parte superior izquierda) y un alelo defectuoso (parte inferior intermedia). ***b)*** Cada mancha contiene una sonda de DNA para un gen humano específico. En la mayoría de las aplicaciones de investigación se aísla el RNA mensajero del sujeto (por ejemplo, de un cáncer humano), y se etiqueta con un colorante fluorescente. El RNAm se vierte luego en el arreglo, y cada par de bases con su sonda de DNA de plantilla complementaria. Los genes que están particularmente activos en un cáncer "iluminarán" la sonda de DNA correspondiente.

Tabla 13-2 Ejemplo de productos médicos producidos por los métodos del DNA recombinante

Tipo de producto	Propósito	Producto	Ingeniería genética
Hormonas humanas	Se usan en el tratamiento de diabetes, deficiencia del crecimiento	Humulin™ (insulina humana)	Gen humano insertado en la bacteria
Citocinas humanas (regulan la función del sistema inmunitario)	Se usan en trasplantes de médula ósea y para tratar cánceres e infecciones virales, incluidas la hepatitis y las verrugas genitales	Leukine™ (factor estimulante de la colonia granulocitomacrofaga)	Gen humano insertado en levadura
Anticuerpos (proteínas del sistema inmunitario)	Se usan para combatir infecciones, cánceres, diabetes, rechazo de órganos y esclerosis múltiple	Herceptin™ (anticuerpos para proteína en algunas células del cáncer de mama)	Genes de anticuerpo recombinante insertados en el revestimiento celular de hámster criado
Proteínas virales	Se usan para generar vacunas contra enfermedades virales y para diagnosticar infecciones virales	Energiz-B™ (vacuna contra hepatitis B)	Gen viral insertado en levadura
Enzimas	Se usan en el tratamiento de ataque cardiaco, fibrosis quística, otras enfermedades, y en la producción de quesos y detergentes	Activase™ (activador plasminogén tisular)	Gen humano insertado en revestimiento celular de hámster criado

casos de fibrosis quística pueden diagnosticarse usando este método. En 2005 se desarrollaron métodos ligeramente más complejos que prueban 97 diferentes alelos de fibrosis quística. Aunque todavía no resulta práctico su empleo en las rutinas médicas, algún día una versión mejorada de este tipo de análisis de DNA podría ofrecer un tratamiento médico personalizado. Diferentes personas tienen alelos ligeramente diferentes de cientos de genes, los cuales pueden ocasionar que sean más o menos susceptibles a muchas enfermedades, o que respondan más o menos bien a los diversos tratamientos. Algún día en vez de utilizar un arreglo con sondas para sólo unas cuantas docenas de genes de fibrosis quística, los científicos biomédicos podrían hacer un *microarreglo* que contenga cientos, o incluso miles, de sondas para cientos de alelos relacionados con enfermedades, para determinar así cuáles alelos de susceptibilidad porta cada paciente. Al conocer exactamente cuáles alelos tiene un paciente, el médico será capaz de ajustar el tratamiento en la forma más benéfica. ¿Parece ciencia ficción? Los microarreglos que contienen sondas para miles de genes humanos ya se están elaborando (**FIGURA 13-12b**). Aunque no hay ningún obstáculo trivial, todo lo que queda entre los microarreglos de investigación y los microarreglos de la práctica médica es identificar suficientes alelos relacionados con las enfermedades y preparar sondas de DNA que se relacionen con ellos. Consulta "La magia de los microarreglos" que se incluye en la sección "Para mayor información" de este capítulo, para una descripción bastante clara de cómo funcionan los microarreglos y la forma en que se utilizan en medicina.

La tecnología del DNA ayuda a tratar las enfermedades

Varias proteínas de importancia terapéutica se están produciendo de forma rutinaria, con el empleo de una tecnología similar a la primera parte de la producción de plantas transgénicas: las enzimas de restricción se utilizan para empalmar genes adecuados con plásmidos, y las bacterias luego se transformaron con estos plásmidos. La insulina fue la primera proteína humana hecha con la tecnología del DNA recombinante. Antes de 1982, cuando se dio autorización a la insulina humana recombinante para su uso comercial, la insulina necesaria para los diabéticos se extraía del páncreas del ganado o de cerdos sacrificados en los rastros. Aunque la insulina de estos animales es muy parecida a la del ser humano, las pequeñas diferencias causan una reacción alérgica en aproximadamente el 5 por ciento de los diabéticos. La insulina humana recombinante no produce reacciones alérgicas.

Otras proteínas humanas, como la hormona del crecimiento y los factores de coagulación, también pueden producirse en las bacterias transgénicas. Antes de la aparición de la tecnología del DNA recombinante, algunas de estas proteínas se obtenían de la sangre humana, ya fuera de personas vivas o de cadáveres; algunas fuentes son caras y a veces peligrosas. Como sabes, la sangre se puede contaminar por el virus que causa el SIDA. Además, los cadáveres pueden contener varias enfermedades contagiosas difíciles de diagnosticar, como el síndrome de Creutzfeld-Jacob, en el cual una proteína anormal puede transmitirse de los tejidos de un cadáver infectado a un paciente y causarle una degeneración cerebral mortal e irreversible. Con la ingeniería genética las proteínas cultivadas en bacterias o en otras células en cultivo evitan tales riesgos. Algunas de las categorías de las proteínas humanas producidas con la tecnología del DNA recombinante se listan en la **tabla 13-2**.

Estas proteínas, aunque son bastante útiles y a veces salvan vidas, no *curan* los trastornos hereditarios: únicamente tratan los síntomas. A menudo, como en el caso de la diabetes dependiente de insulina, un paciente necesita esta proteína durante toda su vida. Observa que estas proteínas son moléculas solubles que normalmente se encuentran disueltas en la sangre, y que a menudo actúan como moléculas de señalización que indican a las células cómo regular su metabolismo. La insulina, por ejemplo, se libera en el torrente sanguíneo y viaja por todo el organismo, dando instrucciones a las células —como las del hígado y los músculos— de que tomen glucosa de la sangre. Imagínate cómo mejoraría la situación para un diabético si pudiera volver a tener la capacidad de sintetizar y liberar su *propia* insulina, en vez de tener que inyectarse diariamente durante toda su vida. No obstante, quienes padecen diabetes son relativamente afortunados; en algunas enfermedades, como la fibrosis quística, la molécula defectuosa es parte integral de las células del paciente y, por lo tanto, no es posible remplazarla con una simple píldora ni con una inyección.

La biotecnología ofrece el potencial de tratar enfermedades como la fibrosis quística y posiblemente de curar padeci-

mientos como la diabetes; aunque por desgracia los progresos hasta ahora han sido muy lentos. Veamos dos ejemplos específicos sobre cómo gracias a estos avances se pueden tratar, o incluso curar, las enfermedades que amenazan la vida.

Uso de la biotecnología para tratar la fibrosis quística

La fibrosis quística causa efectos devastadores en los pulmones, donde la falta de transporte de cloro hace que el revestimiento, que comúnmente es delgado y acuoso, en las vías respiratorias se vuelva grueso y esté congestionado con moco (véase "Investigación científica: Fibrosis quística" en el capítulo 12). Varios grupos de investigadores están desarrollando métodos para entregar el alelo para proteínas de transporte de cloro normales en las células de los pulmones, y lograr que sinteticen proteínas transportadoras funcionales y las inserten en sus membranas plasmáticas. Aunque diferentes laboratorios emplean métodos ligeramente distintos, todos llevan a cabo la inserción del DNA del alelo normal en un virus. Cuando un virus infecta una célula, libera su material genético dentro del citoplasma de la célula y utiliza el propio metabolismo de la célula para transcribir los genes virales y producir nuevas proteínas virales (véase la figura 13-2).

Para tratar la fibrosis quística, los investigadores primero incapacitan al virus adecuado, de manera que el tratamiento no cause otra enfermedad. A veces se emplean virus que causan el resfrío porque normalmente infectan células del tracto respiratorio. El DNA del alelo transportador normal de cloro se inserta después en el DNA del virus. Los virus recombinantes se suspenden en una solución y se rocían dentro de la nariz del paciente, o se vierten en gotas directamente dentro de los pulmones a través de un tubo nasal. Si todo resulta bien, los virus entran en las células pulmonares y liberan el alelo transportador de cloro normal en las células. Luego éstas fabrican proteínas normales, las insertan dentro de sus membranas plasmáticas y transportan el cloro dentro del revestimiento fluido de los pulmones. Los ensayos clínicos que se están realizando para dichos tratamientos han tenido un éxito razonable; aunque sólo por unas cuantas semanas. Con toda probabilidad, el sistema inmunitario del paciente ve a los virus como invasores indeseables y organiza un ataque para eliminarlos —y también a los genes que portan— del organismo. Puesto que con el tiempo las células pulmonares se remplazan de forma continua, "se gasta" una sola dosis conforme mueren las células modificadas. En la actualidad varios grupos de investigadores intentan aumentar la manifestación de los genes transportadores de cloro en los virus y extender la duración efectiva de un solo tratamiento.

Uso de la biotecnología para curar la inmunodeficiencia combinada severa

Al igual que las células pulmonares, la mayoría de las células del organismo mueren con el paso del tiempo y son remplazadas con nuevas células. En muchos casos las nuevas células provienen de poblaciones especiales llamadas **células madre**, y cuando se dividen producen las células hijas que originan varios tipos diferentes de células maduras. Por ejemplo, en el cerebro las células madre producen varios tipos de células nerviosas y varios tipos de células no nerviosas de apoyo. Es posible que algunas células madre, con las condiciones adecuadas en el laboratorio, sean capaces de originar ¡*cualquier* tipo de célula del organismo! Pero, por ahora, veremos una función más limitada de las células madre del organismo, ya sea produciendo o remplazando células de uno o de dos tipos.

Todas las células del sistema inmunitario (en su mayoría glóbulos blancos) se originan en la médula ósea. Algunas producen anticuerpos, otras matan células que han sido infectadas por virus e incluso otras regulan las acciones de estas otras células. Conforme las células maduras mueren, son remplazadas por nuevas que provienen de la división de las células madre en la médula ósea. La inmunodeficiencia combinada severa (SCID, por las siglas de *severe combined inmune deficiency*) es un trastorno muy raro en el cual un niño no desarrolla su sistema inmunitario. Aproximadamente 1 de cada 80,000 niños nace con alguna forma de SCID. Las infecciones que son leves en un niño normal pondrían en riesgo la vida de un niño con SCID. En algunos casos, si el niño tiene algún pariente no afectado con una formación genética similar, éste puede donarle médula ósea para trasplante, logrando así que funcionen las células madre, de manera que el niño sea capaz de desarrollar un sistema inmunitario que funcione normalmente. Sin embargo, la mayoría de quienes padecen SCID mueren antes de cumplir un año.

Aunque existen varias formas de SCID, la mayoría son defectos recesivos de un solo gen. En ciertos casos los niños son homocigotos recesivos por un alelo defectuoso que normalmente codifica una enzima llamada adenosina deaminasa. En 1990 se realizó la primera prueba de terapia del gen humano en una paciente con SCID: Ashanti DeSilva de 4 años de edad. Se le extrajeron algunos de sus glóbulos blancos, se alteraron de forma genética con un virus que contenía una versión funcional de su alelo defectuoso, y luego se regresaron al torrente sanguíneo. Ahora, Ashanti es una mujer adulta saludable, con un sistema inmunitario que funciona razonablemente bien. Sin embargo, a medida que mueren los glóbulos blancos alterados, deben ser remplazados por otros nuevos; por consiguiente, Ashanti necesita de tratamientos repetidos. También se le administran periódicamente inyecciones de una forma de adenosina deaminasa. Aunque ya es adulta, Ashanti sólo recibe una dosis de adenosina deaminasa como si tuviera 4 años de edad. Así, la terapia genética, aunque todavía no es perfecta, sí constituye una gran diferencia.

En 2005 parece que investigadores italianos curaron completamente a seis niños que presentaban el mismo tipo de SCID que Ashanti. En vez de insertar una copia normal del gen que codifica para la enzima adenosina deaminasa en los glóbulos blancos maduros, el equipo de científicos italianos insertó el gen en células madre. Debido a que las células madre "curadas" continuaban multiplicándose y produciendo abundantemente nuevos glóbulos blancos, estos niños probablemente tendrán sistemas inmunitarios funcionando bien por el resto de sus vidas. (En 1990, cuando Ashanti recibió los tratamientos pioneros, la investigación sobre las células madre era incipiente. En ese entonces no hubiera sido posible aislar sus células madre y corregir sus genes de adenosina deaminasa).

13.7 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES IMPLICACIONES ÉTICAS DE LA BIOTECNOLOGÍA MODERNA?

La biotecnología moderna ofrece la promesa —algunos dirían la amenaza— de cambiar significativamente nuestras vidas, y

Casi todos aplauden las diversas aplicaciones de la biotecnología, como cuando le concede la libertad a alguien injustamente encarcelado o cuando se diagnostican y curan enfermedades hereditarias, por ejemplo. Muchas otras aplicaciones por lo general son aceptadas, aunque con cierto grado de incertidumbre. La mayoría de nosotros, nos guste o no, hemos comido maíz o soya transgénicos, y no hemos hecho ningún esfuerzo para evitarlo. ¿Pero si por simple diversión creamos organismos genéticamente modificados (OGM)?

En Singapur, hace algunos años, científicos pensaron que podían emplearse peces transgénicos para monitorear los niveles de contaminación. Insertaron el gen de una proteína fluorescente de anémonas marinas en los óvulos de peces cebra. El gen de la proteína fluorescente se unió a un promotor que se activaría en condiciones estresantes, como el agua contaminada. Todavía no se ha comprobado la utilidad de esa aplicación, pero un criador de peces tropicales vio al pez cebra y decidió que los peces fluorescentes resultarían de gran atractivo para los acuarios domésticos. El resultado fue el GloFish® (**FIGURA E13.2**), el cual se puede adquirir en todo el territorio de Estados Unidos, con excepción de California, porque aquí se prohibió su venta, con el argumento básico de que no era adecuada la aplicación de la tecnología de los OGM sólo por diversión. (Los ríos y lagos de California realmente son demasiado fríos en el invierno para que sobreviva el pez cebra, así que su huida probablemente no sería un asunto de importancia). Como expresó un miembro de la Comisión de Juego y Pesca de California: "No importa qué tan bajo sea el riesgo, se necesita que haya un beneficio público mucho mayor que esto." ¿Qué piensas? ¿Están bien las aplicaciones "útiles", pero no las aplicaciones "triviales"?



FIGURA E13-2 GloFish®
¿El pez cebra rojo brilla bajo "luz negra"? Aunque esta aplicación de tecnología transgénica parece algo trivial, en los laboratorios de investigación se utilizan peces similares para investigar los mecanismos del desarrollo. Los ratones transgénicos "etiquetados" con proteínas fluorescentes se emplean en estudios de toxicología, desarrollo y cáncer.

las de muchos otros organismos sobre la Tierra. Como señaló el Hombre Araña: "Un gran poder implica una gran responsabilidad". ¿La humanidad es capaz de manejar la biotecnología con responsabilidad? La controversia gira alrededor de muchas aplicaciones de la biotecnología (véase "Enlaces con la vida: Biotecnología, de lo sublime a lo ridículo"). Aquí exploraremos dos debates importantes acerca de la biotecnología: el uso de los organismos genéticamente modificados en la agricultura y las posibilidades para modificar de forma genética a seres humanos.

¿Deberían permitirse en la agricultura los organismos genéticamente modificados?

La finalidad de la biotecnología agrícola "tradicional" y "moderna" es la misma: modificar la composición genética de los organismos para volverlos más útiles. Sin embargo, hay tres diferencias principales. Primera, la biotecnología tradicional por lo general es lenta; son necesarias muchas generaciones de reproducción selectiva antes de que aparezcan nuevas características significativamente útiles en plantas y animales. En cambio, la ingeniería genética introduce potencialmente cambios genéticos masivos en una sola generación. Segunda, la biotecnología tradicional casi siempre recombina el material genético de las mismas especies, o al menos de las muy íntimamente relacionadas; en tanto que la ingeniería genética es capaz de recombinar el DNA de especies muy diferentes en un solo organismo. Finalmente, la biotecnología tradicional no manipula por sí misma la secuencia de DNA de los genes. Sin embargo, la ingeniería genética puede producir nuevos genes nunca antes vistos sobre la faz de la Tierra.

Los mejores cultivos transgénicos tienen ventajas muy claras para los agricultores. Los cultivos resistentes a los herbicidas permiten a los granjeros eliminar la maleza de sus campos de cultivo al rociarlos con poderosos herbicidas del tipo no selectivo en prácticamente cualquier etapa del crecimiento de los cultivos. Con las semillas resistentes a los insectos disminuye la necesidad de aplicar pesticidas sintéticos, lo cual ahorra costos en el uso de pesticidas, de combustible para tractores y de mano de obra. Por consiguiente, los cultivos transgénicos son capaces de ofrecer abundantes cosechas a un menor costo. Con estos ahorros, el consumidor final también resulta beneficiado. Asimismo, los cultivos transgénicos tienen el potencial de ser más nutritivos que los cultivos "estándar" (véase "Guardián de la biotecnología: Arroz dorado").

Independientemente de los beneficios monetarios y sanitarios potenciales, mucha gente rechaza firmemente el empleo de cultivos o de ganado transgénicos. Por ejemplo, en noviembre de 2005, los electores en Suiza decidieron votar a favor de prohibir los cultivos transgénicos (aun cuando los alimentos elaborados con ellos, cultivados en alguna otra parte, sí se podían importar y vender). Hay dos objeciones científicas principales para el uso de organismos genéticamente modificados (OGM) en la agricultura: **1.** pueden ser nocivos para la salud humana y **2.** tal vez sean peligrosos para el medio ambiente.

¿Los alimentos de los OGM son peligrosos si se ingieren?

El primer argumento contra los alimentos transgénicos es que pueden resultar peligrosos si la gente los ingiere. En la mayoría de los casos, esto no es preocupante. Por ejemplo, las investigaciones han demostrado que la proteína Bt no es tóxica para los mamíferos y, por lo tanto, tampoco lo es para los seres humanos. Los jitomates Flavr Savr™, que carecen de una enzima que los ablanda conforme van madurando (y hace que se magullen con facilidad durante su transporte) no tienen

El arroz es el principal alimento de cerca de dos terceras partes de la población en la Tierra (**FIGURA E13-3**). Un tazón de arroz proporciona una buena cantidad de carbohidratos y algunas proteínas; sin embargo, es una fuente deficiente de muchas vitaminas, incluida la vitamina A. Y a menos que la gente consuma suficientes frutas y verduras junto con el arroz, con frecuencia sufren deficiencia de vitamina A. De acuerdo con la Organización Mundial de la Salud, más de 100 millones de niños muestran deficiencia de vitamina A; en consecuencia, cada año, de 250,000 a 500,000 niños se quedan ciegos principalmente en Asia, África y América Latina. Especialmente en Asia, la deficiencia de vitamina A afecta severamente a la gente pobre, ya que un tazón de arroz quizá sea todo lo que comen al día. En 1999 la biotecnología ofreció un remedio probable: el arroz sometido a ingeniería genética contenía niveles elevados de beta-caroteno, que es un pigmento que le imparte al narciso sus brillantes colores amarillos y que el organismo humano convierte fácilmente en vitamina A.

El hecho de crear un arroz con altos niveles de beta-caroteno no fue una tarea sencilla. Sin embargo, los fondos aportados por el Instituto Rockefeller, el Programa de Biotecnología de la Comunidad Europea y la Oficina Federal Suiza para la Educación y la Ciencia permitieron a los biólogos moleculares europeos Ingo Potrykus y Peter Beyer enfrentarse a semejante labor. Insertaron tres genes en el genoma del arroz, dos de narciso y uno de bacteria. Las secuencias de DNA reguladoras se incluyeron con los genes para controlar su expresión, de forma que éstos se activaran en los granos de arroz. Como resultado, ese "arroz dorado" sintetiza el beta-caroteno (**FIGURA E13.4**, parte superior derecha).

El problema era que el arroz dorado original tenía varias desventajas. Primera, no producía suficiente beta-caroteno, de modo que la gente tenía que consumir enormes cantidades de este arroz para obtener el requerimiento diario de vitamina A. Segunda, las variedades de arroz dorado original crecían bien sólo en ciertas regiones; para su uso mundial, los genes deben insertarse en las variedades locales de arroz. Finalmente, los pueblos que podrían resultar beneficiados por la mayoría de las tecnologías transgénicas a menudo son demasiado pobres para solventarlas.

Sin embargo, la comunidad del arroz dorado no se dio por vencida. El primer avance, y quizás el más importante, lo lograron no los científicos sino los hombres de negocios. La compañía biotécnica Syngenta y diversas empresas poseedoras de patentes han ofrecido tecnología (de forma gratuita) a los centros de investigación en Filipinas, India, China y Vietnam, con la esperanza de que modifiquen las variedades de arroz nativo para su uso local. Además, cualquier agricultor que produzca anualmente arroz dorado con un valor de menos de $10,000 no tiene que pagar regalías a Syngenta ni a otra empresa poseedora de una patente.

Mientras tanto, los expertos en biotecnología de Syngenta se dieron a la tarea de incrementar los niveles de beta-caroteno. Aunque el narciso es una elección *obvia* para obtener genes que dirijan la síntesis del beta-caroteno, a final de cuentas parece que no era la *mejor* elección. Los genes de jitomate, de pimienta y en forma especial de maíz hacen que el arroz produzca más beta-caroteno. El arroz dorado 2, con genes provenientes del maíz, produce 20 veces más beta-caroteno que el arroz dorado original (compara el arroz de la parte superior derecha con el de la parte izquierda de la figura E13-4). Aproximadamente tres tazas de arroz dorado 2 cocinado deberían proporcionar suficiente cantidad de beta-caroteno como para igualar la cantidad diaria recomendada de vitamina A. La compañía Syngenta donó arroz dorado 2 a la Oficina Humanitaria para el Arroz, para que realice experimentos y plantaciones en el Sudeste de Asia.

¿El arroz dorado 2 es la mejor forma, o la única, de resolver los problemas de desnutrición en la gente de escasos recursos? Quizá no. Por una parte, la dieta de mucha gente pobre es deficiente en muchos nutrimentos, no solamente de vitamina A. Con el propósito de ayudar a resolver este problema, la Fundación de Bill y Melinda Gates está donando fondos para la investigación de Peter Beyer, uno de quienes originaron el arroz dorado, buscando aumentar sus niveles de vitamina E, hierro y zinc. Además, no toda la gente pobre tiene acceso a cualquier clase de arroz, y mucho menos al arroz dorado. En algunas regiones de África, el camote, y no el arroz, es la fuente básica para obtener almidón. Con los esfuerzos recientes para persuadir a esta gente de que consuma naranjas, en vez de camote blanco, se han incrementado de manera significativa sus niveles de vitamina A. Finalmente, en muchas partes del mundo, los gobiernos y las organizaciones humanitarias están implementando programas masivos de aporte de vitamina A. En algunas regiones de África y Asia, hasta el 80 por ciento de los niños reciben grandes dosis de vitamina A varias veces durante su niñez temprana. Algún día, estos esfuerzos combinados darán como resultado un mundo donde ningún niño padecerá ceguera por la carencia de un simple nutrimento en sus dietas.



FIGURA E13-3 ¿Un campo de sueños?
Para cientos de millones de personas, el arroz proporciona la fuente principal de calorías, pero no la cantidad suficiente de vitaminas y minerales. ¿La biotecnología puede mejorar la calidad del arroz y, por consiguiente, la calidad de vida de esta gente?

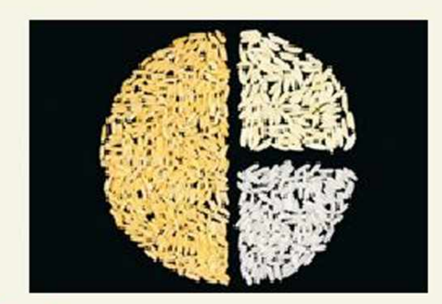


FIGURA E13-4 Arroz dorado
El arroz convencional sin cascarilla es blanco o muy pálido (parte inferior derecha). El arroz dorado original (parte superior derecha) era de un dorado tenue debido a un mayor contenido de beta-caroteno. La segunda generación, el arroz dorado 2 (parte izquierda), tiene un amarillo más intenso porque su contenido de beta-caroteno es 20 veces mayor que el del arroz dorado original.

El diagnóstico prenatal de una variedad de trastornos genéticos, incluyendo la fibrosis quística, la anemia de las células falciformes y el síndrome de Down, requiere de muestras de células fetales o de sustancias químicas producidas por el feto. En la actualidad se emplean dos técnicas principales para obtener tales muestras: *amniocentesis* y *muestreo de las vellosidades coriónicas*. También se están desarrollando otras técnicas para analizar las células y otras sustancias fetales de la sangre materna. Se realizan varios tipos de pruebas de diagnóstico con las muestras.

AMNIOCENTESIS

A semejanza de otros embriones de mamíferos, el feto humano se desarrolla en un ambiente acuoso. Una membrana impermeable llamada *amnios* rodea al feto y contiene el líquido. A medida que se desarrolla el feto, vierte algunas de sus propias células en el líquido, el cual se llama *líquido amniótico*. Cuando el feto tiene 16 semanas o más, una muestra de este líquido se extrae de forma segura mediante un procedimiento llamado **amniocentesis**. Un médico determina la posición del feto con escaneo por ultrasonido e inserta una aguja esterilizada a través de la pared abdominal, el útero y el amnios, y extrae de 10 a 20 mililitros del líquido (**FIGURA E13-5**). Se realiza de inmediato el análisis bioquímico del líquido, aunque hay muy pocas células en la muestra. En la mayoría de los análisis, como el que se aplica para el cariotipo del síndrome de Down, a las células primero se les debe permitir que se multipliquen en un cultivo. Después de una o dos semanas, por lo general hay suficientes células como para trabajar con ellas.

MUESTREO DE LAS VELLOSIDADES CORIÓNICAS

El *corión* es una membrana producida por el feto y que se vuelve parte de la placenta. El corión produce muchas proyecciones pequeñas llamadas *vellosidades*. En el **muestreo de las vellosidades coriónicas** (CVS, por las siglas de *chorionic villus sampling*), un médico inserta un pequeño tubo en el útero a través de la vagina y succiona algunas vellosidades del feto para ser analizadas (véase la figura E13-5); la pérdida de unas cuantas vellosidades no daña al feto. El CVS tiene dos ventajas primordiales sobre la amniocentesis. La primera es que puede realizarse mucho más temprano durante el embarazo, hasta con ocho semanas. Esto es especialmente importante si la mujer piensa someterse a un aborto terapéutico en caso de que el feto tenga un defecto importante. La segunda es que la muestra contiene una concentración mucho mayor de células fetales de las que se obtienen por amniocentesis, de manera que los análisis pueden hacerse de inmediato. Sin embargo, las células del corión suelen tener números anormales de cromosomas (aun cuando el feto sea normal), lo cual complica el análisis del cariotipo. El CVS parece tener además un riesgo ligeramente mayor de ocasionar abortos que la amniocentesis. Por último, el CVS no detecta ciertos trastornos, como la espina bífida. Por tales razones, el CVS se aplica con menos frecuencia que la amniocentesis.

SANGRE MATERNA

Una cantidad reducida de células fetales atraviesan la placenta y entran al torrente sanguíneo de la madre durante la sexta semana del embarazo. El hecho de separar las células fetales (quizá tan pocas como una por cada mililitro de sangre) de la inmensa cantidad de células maternas es todo un reto, pero puede hacerse. En la actualidad varias compañías ofrecen pruebas de paternidad basadas en las células fetales de la sangre materna. Una variedad de proteínas y otras sustancias químicas producidas por el feto también llegan al torrente sanguíneo de la madre. La presencia o la concentración de tales sustancias en la sangre materna indicaría si el feto tiene algún trastorno genético, como el síndrome de Down, o algún trastorno no genético, como la espina bífida o la anencefalia (ambos son padecimientos graves del sistema nervioso, en los cuales el interior del sistema nervioso está conectado con la piel, ocasionando que el líquido cerebroespinal gotee líquido del sistema nervioso fetal). Hasta ahora, con excepción de las pruebas de paternidad, el examen de las células fetales o de las sustancias químicas en la sangre materna puede brindar alguna evidencia de que existe un trastorno en el feto, aunque los resultados todavía no son muy confiables, así que otras pruebas —como la amniocentesis, el muestreo de las vellosidades coriónicas o el ultrasonido— deben realizarse preferentemente.

muy buen sabor y se retiran rápidamente de los anaqueles de supermercado, pero no enferman a la gente que los consume.

También es poco probable que el pescado transgénico, que produce mucha hormona del crecimiento, represente un riesgo para quien lo ingiere, pues esta hormona se produce también en el organismo humano. El ganado cuyo crecimiento se fomenta, simplemente tendrá más carne compuesta exactamente por las mismas proteínas que existen en los animales no transgénicos, así que tampoco constituye un peligro si se ingiere su carne.

Otro riesgo potencial es que la gente sea alérgica a las plantas genéticamente modificadas. En la década de 1990, un gen de las nueces de Brasil se insertó en la soya, con la finalidad de mejorar el equilibrio de aminoácidos en la proteína de la soya. No obstante, se descubrió que la gente alérgica a las nueces de Brasil probablemente sería alérgica a la soya transgénica y que la comerían sin sospechar que les podría causar una reacción alérgica. Un resultado aún más inesperado ocurrió cuando los investigadores insertaron una proteína de la soya que mata al gorgojo del guisante (chícharo), una importante plaga de insectos. No se informó de respuestas alérgicas cuando la gente o los animales comieron la soya que sintetiza esta proteína. Sin embargo, en 2005 investigadores australianos descubrieron que cuando esta proteína es elaborada por los guisantes, puede ocasionar reacciones alérgicas en los ratones. Como vimos en los capítulos 4 y 12, con frecuencia los azúcares se adhieren a proteínas para formar glucoproteínas. Aparentemente, los guisantes y la soya adhieren azúcares en diferentes sitios en la proteína que mata los gorgojos, lo cual hace que la proteína del guisante sea alergénica, aunque no sucede lo mismo con la proteína de la soya. (No debe sorprender que las diferencias entre los azúcares en las glucoproteínas llegue a provocar diferentes respuestas alérgicas; recuerda del capítulo 12 que los tipos sanguíneos humanos son producto de diferencias en los azúcares que se adhieren a proteínas que, de otra manera, serían idénticas). Sobra decir que estas plantas transgénicas nunca se producirán en la granja. Debido a hallazgos como éstos, la Agencia de Alimentos y Fármacos de Estados Unidos (Food and Drug Administration, FDA) ahora monitorea todas las plantas de cultivos transgénicos para conocer su potencial alergénico.

En 2003 la Sociedad de Toxicología Estadounidense analizó los riesgos de modificar las plantas en forma genética y llegó a la conclusión de que las plantas transgénicas actuales no representan riesgos significativos para la salud humana.

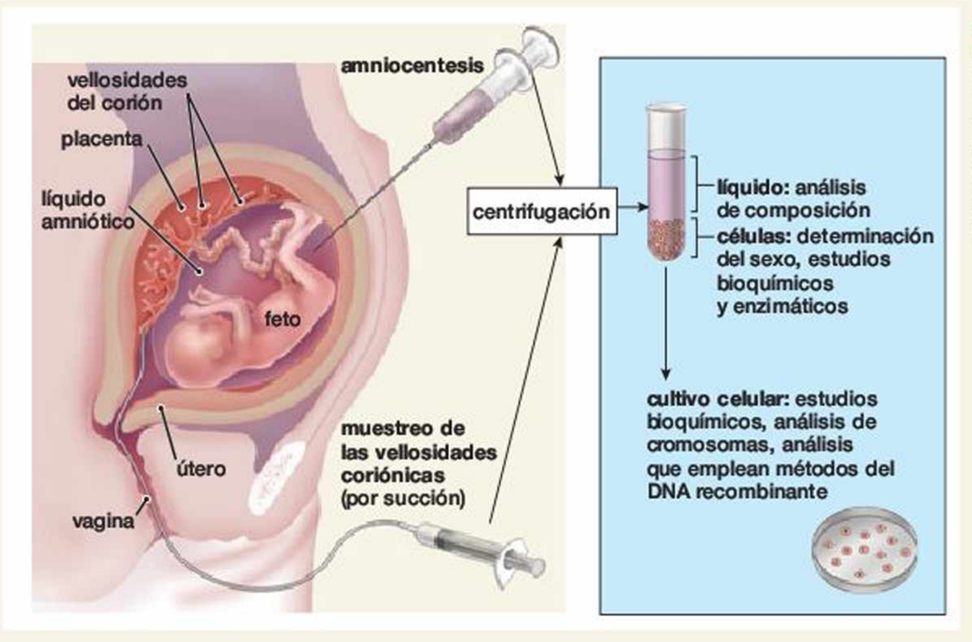


FIGURA E13-5 Técnicas de muestreo de células prenatales
Hay dos métodos para obtener muestras de células fetales —la amniocentesis y el muestro de las vellosidades coriónicas— y algunas de las pruebas se realizan en las células fetales.

ANÁLISIS DE MUESTRAS

Hay varios tipos de análisis para el líquido amniótico o las células fetales (véase la figura E13-5). El análisis bioquímico se utiliza para determinar la concentración de sustancias químicas en el líquido amniótico.

Por ejemplo, muchos trastornos metabólicos pueden detectarse por una baja concentración de enzimas que normalmente catalizan las vías metabólicas específicas o por la acumulación anormal de precursores o subproductos. El análisis de los cromosomas de las células fetales indica si todos los cromosomas están presentes, si hay demasiados o pocos de algunos de ellos, o si cualquier cromosoma presenta anormalidades estructurales.

Las técnicas del DNA recombinante pueden utilizarse para analizar el DNA de las células fetales para detectar muchos alelos defectuosos, tales como los de la fibrosis quística o de la anemia de las células falciformes. Antes del desarrollo de la PCR, las células fetales se hacían crecer en cultivos durante dos semanas, antes de que se hubieran multiplicado en cantidad suficiente. Ahora, el segundo paso en el diagnóstico prenatal consiste en extraer el DNA de algunas células y emplear la PCR para amplificar la región que contiene los genes de interés. Después de unas cuantas horas se tiene disponible suficiente DNA para las técnicas como el análisis de RFLP, el cual se utiliza para detectar el alelo que causa la anemia de las células falciformes (véase la figura 13-11). Si el niño es homocigoto del alelo de las células falciformes, se deben tomar algunas medidas terapéuticas. En particular las dosis regulares de penicilina reducen considerablemente las infecciones bacterianas, que de otra forma matarían aproximadamente al 15 por ciento de los infantes homocigotos. Además, si se conoce que un niño tiene el trastorno, se aseguran el diagnóstico correcto y el tratamiento oportuno durante una "crisis de falciformación", cuando los glóbulos rojos con deformación se agrupan y bloquean el flujo sanguíneo.

Dicha sociedad reconoció también que la seguridad del pasado no garantiza la seguridad en el futuro, y recomendó que continuaran las investigaciones y la evaluación de todas las nuevas plantas genéticamente modificadas. A conclusiones parecidas llegó en Estados Unidos la Academia Nacional de Ciencias. En 2004 encontró que "el proceso de ingeniería genética no ha demostrado ser peligroso de manera inherente, pero [...] cualquier técnica, incluida la ingeniería genética, conlleva el potencial que puede dar como resultado cambios no intencionados en la composición de los alimentos".

¿Los organismos genéticamente modificados son peligrosos para el medio ambiente?

Los efectos ambientales de los OGM son mucho más polémicos. Un claro efecto positivo de los cultivos con Bt es que los agricultores emplearán menos pesticidas en sus campos de cultivo. Esto debe traducirse en menos contaminación del ambiente y también de los agricultores mismos. Por ejemplo, en 2002 y 2003 los agricultores chinos que plantaron arroz con Bt redujeron el empleo de pesticidas en un 80 por ciento, en comparación con los que plantaron arroz convencional. Además, no tuvieron casos de envenenamiento por pesticidas, en comparación con aproximadamente el 5 por ciento de granjeros que plantaron arroz convencional.

Por otro lado, el Bt o los genes resistentes a los herbicidas se diseminan fuera de los campos agrícolas. Como estos genes se incorporan en el genoma de los cultivos transgénicos, estarán también en su polen. Un agricultor no puede controlar adónde irá el polen proveniente de un cultivo transgénico: el viento transporta el polen muchos kilómetros desde el campo agrícola transgénico. En algunos casos, probablemente esto no importe mucho. En Estados Unidos, por ejemplo, no hay parientes silvestres del trigo, de manera que el polen del trigo transgénico probablemente no esparcirá genes de resistencia a las plantas silvestres. En Europa del Este y en el Medio Oriente, sin embargo, donde se originaron muchos cultivos, como avena, trigo y cebada, hay muchos parientes de la maleza en estado silvestre. Supón que estas plantas se cruzan con cultivos transgénicos y se vuelven resistentes a los herbicidas o a las plagas. ¿Crearía problemas importantes para la agricultura el hecho de tener maleza que no fuera susceptible a los herbicidas? ¿Desplazarían a otras plantas silvestres locales porque los insectos ya no se las comerían? Aunque los cultivos transgénicos no tuvieran parientes silvestres cercanos,

las bacterias y los virus podrían llevar genes de una planta a otra, incluso entre plantas no emparentadas. ¿Dicha "transferencia lateral" diseminaría los genes indeseables entre las poblaciones de plantas silvestres? En realidad nadie sabe las respuestas a esas preguntas.

En 2002 un comité de la Academia Nacional de Ciencias estudió el impacto potencial de los cultivos transgénicos sobre el medio ambiente. El comité señaló que los cultivos modificados, tanto por los métodos de reproducción tradicionales como por las tecnologías del DNA recombinante, tienen el potencial para causar cambios importantes en el medio ambiente. Además, el comité encontró que Estados Unidos no cuenta con un sistema adecuado para monitorear los cambios en los ecosistemas que podrían ocasionar los cultivos transgénicos. Por consiguiente, recomendaron llevar a cabo una selección más cuidadosa de las plantas transgénicas antes de comercializarlas, así como realizar un monitoreo ecológico sustentable de los entornos agrícolas y naturales después de iniciada su comercialización.

¿Y qué sucede con los animales transgénicos? A diferencia del polen, la mayoría de los animales domesticados, como el ganado y las ovejas, son relativamente inmóviles. Es más, la mayoría tiene muy pocos parientes silvestres con quienes intercambiar genes, de manera que la amenaza para los ecosistemas naturales, al parecer, es mínima. No obstante, algunos animales transgénicos, en especial los peces, tienen el potencial para causar daños en forma significativa, porque se pueden dispersar con rapidez y casi son imposibles de recapturar.

¿Debería cambiarse el genoma humano con la biotecnología?

Muchas de las implicaciones éticas de las aplicaciones de la biotecnología en seres humanos son fundamentalmente las mismas que las relacionadas con otros procedimientos médicos. Por ejemplo, mucho antes de que la biotecnología facilitara las pruebas prenatales para detectar la fibrosis quística o la anemia de las células falciformes, se podía diagnosticar la trisomía 21 (síndrome de Down) en embriones, simplemente contando los cromosomas de las células tomadas del líquido amniótico (véase "Guardián de la salud: Diagnóstico genético prenatal"). El hecho de que los padres empleen dicha información, como una base para realizar un aborto terapéutico o para preparar el cuidado del niño afectado, es un asunto ético que genera considerable debate.

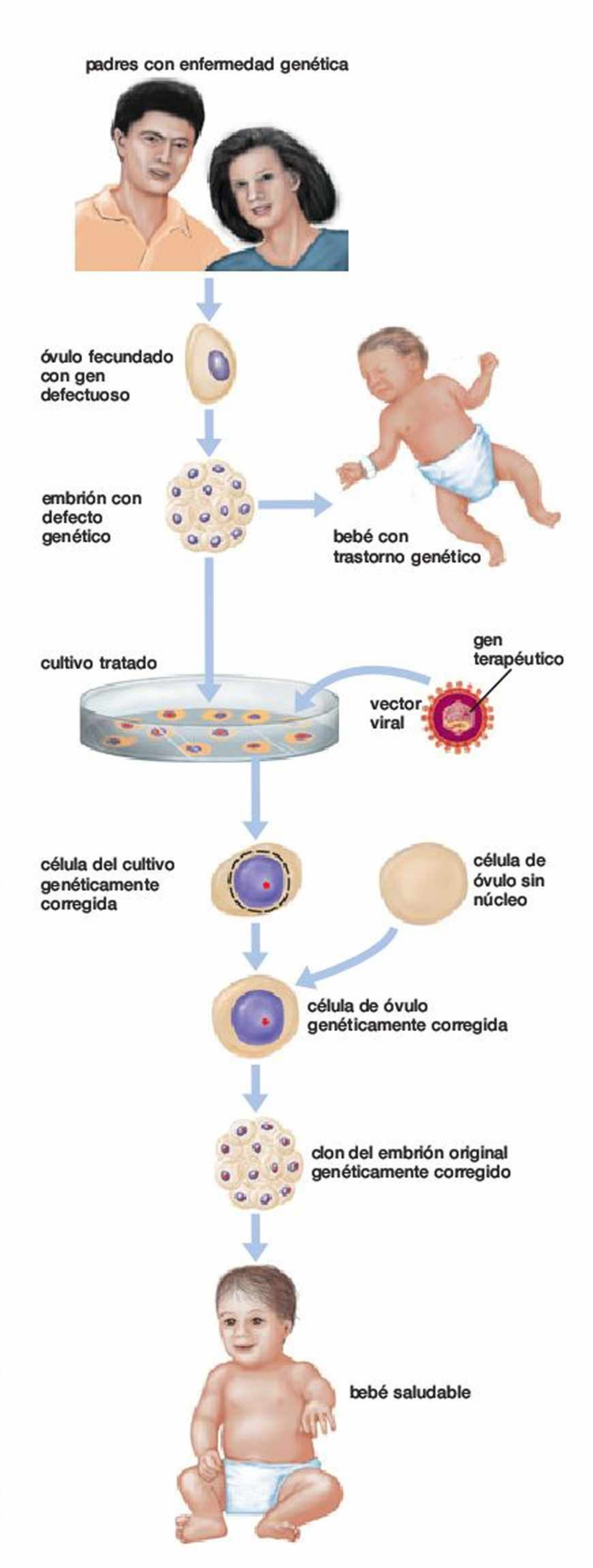


FIGURA 13-13 La tecnología de clonación humana permitiría la corrección permanente de los trastornos genéticos
En este proceso, los embriones humanos provienen de óvulos fecundados *in vitro* empleando un espermatozoide producido por un hombre y un óvulo de una mujer, donde uno o ambos sufren un trastorno genético. Cuando un embrión que contiene un gen defectuoso crece en un conglomerado pequeño de células, una sola célula se elimina del embrión y el gen defectuoso se remplaza utilizando un vector apropiado. El núcleo reparado se implanta en otro óvulo (tomado de la misma mujer), cuyo núcleo haya sido removido. El óvulo reparado se implanta después en el útero de la mujer para que continúe su desarrollo normal.

Otro tema de interés ético, sin embargo, ha surgido únicamente como resultado de los adelantos en la biotecnología; por ejemplo, ¿debería permitirse a la gente seleccionar los genomas de sus descendientes, o lo que es más polémico, debería permitírsele que *cambien* los genomas?

El 4 de julio de 1994, una niña en Colorado nació con anemia de Fanconi, un trastorno genético que causa no solamente anemia, sino también anormalidades esqueléticas, como la carencia de los dedos pulgares. Es mortal si no se recurre a la implantación de médula ósea. Sus padres querían tener otro hijo, uno muy especial. Querían otro descendiente que no tuviera la anemia de Fanconi, por supuesto, pero también deseaban un hijo que pudiera donar médula ósea a su hermana. Se dirigieron a Yury Verlinsky del Instituto de Genética Reproductiva solicitando ayuda. Verlinsky utilizó los gametos de ambos padres para crear docenas de embriones en cultivos. Los embriones fueron sometidos a pruebas para detectar el defecto genético y para conocer la compatibilidad de tejido con la hija de la pareja. Verlinsky eligió un embrión con el genotipo deseado y lo implantó en el útero materno. Nueve meses después, nació el niño. La sangre tomada del cordón umbilical proporcionó células para trasplantarlas en la médula ósea de la hermana. En la actualidad ella ya está curada de la falla en la médula ósea, aunque todavía presenta anemia y otros síntomas relacionados. En 2003 los padres tuvieron otra niña, concebida por fertilización *in vitro* con uno de los embriones saludables restantes. ¿Fue esto un empleo adecuado del diagnóstico genético? ¿Deberían crearse docenas de embriones, aun sabiendo que la mayoría de ellos nunca serán implantados? ¿Es esto ético si es la única forma de salvar la vida de otro niño? Suponiendo que esto fuera posible algún día, ¿se consideraría un método ético para seleccionar embriones que se desarrollarían hasta llegar a ser los jugadores de fútbol americano más grandes y más fuertes?

La tecnología actual permite a los médicos elegir solamente entre los embriones existentes y no cambiar sus genomas. Pero existen tecnologías para alterar los genomas de, por ejemplo, las células madre de la médula ósea para curar la SCID. ¿Y si la biotecnología pudiera cambiar los genes del óvulo fecundado? (**FIGURA 13-13**). Esto aún no es posible, pero con toda seguridad, mediante la investigación intensa, llegará el momento en que sea factible. ¿Si tales técnicas se emplearan para curar la SCID o la fibrosis quística, serían éticas? ¿Y si se mejoraran los futuros atletas? Siempre y cuando la tecnología se desarrolle para curar enfermedades, será difícil evitar que se utilice para fines no médicos. ¿Quién determinará cuáles usos son adecuados y cuáles son por pura vanidad trivial?

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO ¿CULPABLE O INOCENTE?



La inocencia de Earl Ruffin se pudo demostrar sólo cuando fue posible recabar el semen dejado en la víctima de la violación y cuando su DNA se comparó con el de Ruffin. A principios de 1989 el Proyecto de Inocencia y Ruffin presentaron peticiones una y otra vez para averiguar si se había conservado toda la evidencia relacionada con la violación. Finalmente, en 2002 un abogado de Virginia localizó la evidencia, junto con cientos de otras muestras, que había conservado Mary Jane Burton. Los análisis de STR demostraron que Ruffin no era el violador. El perfil de DNA indicó que otro individuo, que en ese entonces ya estaba en prisión acusado de otra violación, era el verdadero culpable. El 12 de febrero de 2003, después de haber estado 21 años en prisión, Earl Ruffin fue puesto en libertad.

¿Y que pasó con las demás personas involucradas en el caso de Ruffin? Muchas de ellas encontraron que era casi imposible admitir que estaban equivocadas. Sin embargo, la mujer que fue violada esa noche de diciembre no es una de ellas. Le escribió a Ruffin lo siguiente: "Le doy gracias a Dios por la prueba de DNA. No se cómo expresar mi pesar y desolación." Ella solicitó a los legisladores de Virginia que apoyaran una iniciativa solicitando que se le otorgara a Ruffin una compensación monetaria por todo el tiempo que pasó injustamente en prisión.

La científica forense, Mary Jane Burton, no vivió para ver el fruto de su labor, porque murió en 1999. Sin embargo, otros dos inocentes, Arthur Whitfield y Marvin Anderson, gozan ahora de libertad gracias al meticuloso trabajo de Burton. Aunque no se le menciona de manera explícita, parece que el laboratorio forense descrito en la exitosa novela *Postmortem*, de Patricia Cornwell, está basado parcialmente en el laboratorio de Burton, con quien la autora Cornwell trabajó algún tiempo.

La policía y el fiscal, por supuesto, emplearon también la tecnología del DNA como una herramienta de investigación. En 1990 fueron violadas tres mujeres de edad avanzada en Goldsboro, Carolina del Norte; y dos de ellas además fueron asesinadas. La evidencia de DNA indicó que los tres delitos fueron cometidos por el mismo criminal, conocido como el *Acosador nocturno*. Con el paso de los años, el FBI y muchos gobiernos estatales han estado formando poco a poco una base de datos con el DNA de los criminales, cada uno identificado por sus perfiles de DNA de repeticiones cortas en tándem. En 2001 la policía de Goldsboro creó un perfil de DNA del *Acosador nocturno* a partir de las evidencias que habían conservado minuciosamente durante más de una década. Luego enviaron el perfil a la base de datos de DNA de Carolina del Norte y descubrieron una coincidencia. Enfrentado a la evidencia irrefutable del DNA, el *Acosador* confesó sus delitos. Ahora está en prisión.

Piensa en esto ¿Quiénes son los "héroes" de estas historias? Por supuesto quienes resulta obvio mencionar: Mary Jane Burton, los profesores y estudiantes de leyes del Proyecto de Inocencia, así como los miembros del Departamento de Policía de Goldsboro. Pero, ¿qué decir acerca de Thomas Brock, quien descubrió la *Thermus aquaticus* y su poco usual estilo de vida en las aguas termales de Yellowstone (véase "Investigación científica: Aguas termales y la ciencia del calor")? ¿O el biólogo molecular Kary Mullis que descubrió la PCR? ¿O los cientos de biólogos, químicos y matemáticos quienes, durante muchas décadas, desarrollaron procedimientos como la electroforesis en gel, el etiquetado de DNA y el análisis estadístico de la coincidencia de muestras?

Los científicos con frecuencia dicen que la ciencia vale la pena por su valor mismo, pero es difícil o imposible de predecir cuáles descubrimientos conducirán a los mayores beneficios para la humanidad. Cuando a quienes no son científicos se les pide que paguen los costos de los proyectos científicos, a veces muestran escepticismo ante tales peticiones. ¿Cómo piensas que el público en general debe apoyar a la ciencia? ¿Habrías votado hace 40 años a favor de que le otorgaran fondos públicos a Thomas Brock para que estudiara qué tipos de organismos viven en las aguas termales?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

13.1 ¿Qué es la biotecnología?

La biotecnología es cualquier uso industrial o comercial, o alteración de organismos, células o moléculas biológicas, con la finalidad de alcanzar metas prácticas específicas. La biotecnología moderna produce material genéticamente alterado usando la ingeniería genética. Con frecuencia, ésta implica la producción del DNA recombinante al combinar el DNA proveniente de organismos diferentes. Cuando se transfiere DNA de un organismo a otro, los implicados se llaman organismos transgénicos o genéticamente modificados (OGM). Las aplicaciones principales de la biotecnología moderna incluyen una mayor comprensión de la función genética, el tratamiento de enfermedades, mejores cultivos agrícolas y la resolución de crímenes.

13.2 ¿Cómo se recombina el DNA en la naturaleza?

El DNA se recombina de forma natural mediante procesos como la reproducción sexual, la transformación bacteriana (en la cual las bacterias captan el DNA de los plásmidos u otras bacterias) y la infección viral, donde los virus incorporan fragmentos de DNA de sus huéspedes y transfieren los fragmentos a miembros de la misma especie o de otras.

Web tutorial 13.1 Recombinación genética en la naturaleza

13.3 ¿Cómo se emplea la biotecnología en la ciencia forense?

Pequeñas cantidades de DNA, como las que se podrían obtener en la escena de un crimen, pueden amplificarse mediante la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Después se corta el DNA en fragmentos específicos reproducibles empleando las enzimas de restricción. Los fragmentos más comunes empleados en la ciencia forense son repeticiones cortas en tándem (STR), las cuales se separan por electroforesis en gel y se hacen visibles con sondas de DNA. El patrón de la STR es único para cada individuo y puede emplearse para comparar el DNA encontrado en la escena del crimen con el DNA de los sospechosos.

Web tutorial 13.2 Reacción en cadena de la polimerasa (PCR)

13.4 ¿Cómo se utiliza la biotecnología en la agricultura?

Muchas plantas de cultivo han sido modificadas por la adición de genes que favorecen la resistencia a herbicidas o a plagas. El procedimiento más común emplea enzimas de restricción para insertar el gen dentro de un plásmido de la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*. El plásmido genéticamente modificado se emplea después para transformar las bacterias, a las cuales se les permite infectar a las células vegetales. El plásmido inserta el nuevo gen en uno de los cromosomas de la planta. Empleando un cultivo de células se hacen crecer plantas completas a partir de las células transgénicas y, a la larga, se cultivan de forma comercial. Las plantas se modifican también para producir proteínas humanas, vacunas o anticuerpos. También se producen animales transgénicos con propiedades como un crecimiento más rápido, mayor producción de derivados importantes como la leche o la capacidad para producir proteínas humanas, vacunas o anticuerpos.

13.5 ¿Cómo se emplea la biotecnología para aprender sobre el genoma humano?

Las técnicas de la biotecnología se emplearon para descubrir la secuencia de nucleótidos completa del genoma humano. Este conocimiento se utilizará para conocer las identidades y las funciones de los nuevos genes, para descubrir los genes importantes para la ciencia médica, para explorar la variabilidad genética entre individuos y para mejorar la comprensión de las relaciones evolutivas entre los seres humanos y otros organismos.

13.6 ¿Cómo se utiliza la biotecnología en el diagnóstico médico y en el tratamiento de enfermedades?

La biotecnología se utiliza para diagnosticar trastornos genéticos como la anemia de las células falciformes o la fibrosis quística. Por ejemplo, en el diagnóstico de este tipo de anemia, las enzimas de restricción cortan los alelos de globina normales y defectuosos en diferentes sitios. Los fragmentos de DNA que resultan de diferentes longitudes pueden separarse e identificarse mediante la electroforesis en gel. En el diagnóstico de la fibrosis quística, las sondas de DNA complementarias de varios alelos de fibrosis quística se colocan en un arreglo de DNA. El pareado de bases del DNA del paciente con sondas específicas en el arreglo identifica los alelos que están presentes en el paciente.

Las enfermedades hereditarias son causadas por los alelos defectuosos de genes esenciales. La ingeniería genética sirve para insertar alelos funcionales de estos genes en células normales, células madre o incluso en óvulos, para corregir el trastorno genético.

Web tutorial 13.3 Elaboración de la hormona del crecimiento humana

13.7. ¿Cuáles son las principales implicaciones éticas de la biotecnología moderna?

El uso de organismos genéticamente modificados en la agricultura es un tema de controversia por dos razones principales: la seguridad del consumidor y la protección del medio ambiente. En términos generales, los OGM contienen proteínas inofensivas para los mamíferos, se digieren fácilmente o ya se encuentran en otros alimentos. La transferencia de proteínas potencialmente alergénicas a los alimentos normalmente no alergénicos puede evitarse mediante una investigación a fondo. Los efectos en el medio ambiente de los OGM son más difíciles de predecir. Es posible que genes extraños, como aquellos que son resistentes a las plagas o a los herbicidas, se transfieran a las plantas silvestres, ocasionando así que se dañe la agricultura y/o se alteren los ecosistemas. Si se escapan los animales transgénicos altamente móviles, podrían desplazar a sus parientes salvajes.

Seleccionar o modificar de forma genética los embriones humanos es motivo de gran controversia. A medida que van mejorando las tecnologías, la sociedad se enfrentará a cada vez más decisiones acerca del grado en que a los padres se les debe permitir corregir o destacar ciertos genomas de sus hijos.

TÉRMINOS CLAVE

amniocentesis *pág. 278*
biotecnología *pág. 262*
célula madre *pág. 275*
DNA recombinante *pág. 262*
electroforesis en gel *pág. 266*
enzima de restricción *pág. 269*
ingeniería genética *pág. 262*
muestreo de las vellosidades coriónicas (CVS) *pág. 278*
organismo genéticamente modificado (OGM) *pág. 262*
perfil de DNA *pág. 268*
plásmido *pág. 262*
polimorfismos de longitud de los fragmento de restricción (RFLP) *pág. 272*
reacción en cadena de la polimerasa (PCR) *pág. 264*
sonda de DNA *pág. 267*
transformación *pág. 262*
transgénicos *pág. 262*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Describe tres formas naturales de recombinación genética, y analiza las similitudes y las diferencias entre la tecnología del DNA recombinante y las formas naturales de recombinación genética.
2. ¿Qué es un plásmido? ¿Cómo intervienen los plásmidos en la transformación bacteriana?
3. ¿Qué es una enzima de restricción? ¿Cómo se utilizan las enzimas de restricción para empalmar un fragmento del DNA humano con un plásmido?
4. ¿Qué es una repetición corta en tándem? ¿Cómo se usan las repeticiones cortas en tándem en la ciencia forense?
5. Describe los diversos usos de la ingeniería genética en la agricultura.
6. Describe los diversos usos de la ingeniería genética en la medicina.
7. Describe la amniocentesis y el muestreo de las vellosidades coriónicas, incluyendo las ventajas y las desventajas de cada técnica. ¿Cómo se emplean en la medicina?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Discute acerca de las implicaciones éticas que rodean a la liberación de organismos genéticamente modificados (plantas, animales o bacterias) al medio ambiente. ¿Qué podría suceder negativamente? ¿Qué precauciones evitarían los problemas que mencionaste? ¿Qué beneficios justificarían el riesgo?
2. ¿Piensas que siempre se justificaría el hecho de utilizar las tecnologías del DNA recombinante para cambiar la composición genética de un óvulo producido por una mujer? Si es así, ¿qué restricciones deben exigirse si se utiliza?
3. Si estuvieras pensando en tener un hijo, ¿desearías que tanto tú como tu cónyuge se sometieran a pruebas para saber si portan el gen de la fibrosis quística? Si ambos fueran portadores, ¿qué decisión tomarían?
4. Como quizá ya lo sabes, muchos insectos han desarrollado resistencia a los pesticidas comunes. ¿Piensas que los insectos pueden desarrollar resistencia a los cultivos con Bt? Si esto es un riesgo, ¿piensas que dichos cultivos deberían producirse de cualquier forma? ¿Por qué?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Browlee, C. "Gene Doping: Will Athletes Go for the Ultimate High?" *Science News*, 30 de octubre de 2004. Quizá alguna vez, dentro de pocos años, los atletas podrán incrementar su rendimiento al alterar sus genes.

Friend, S. H. y Stoughton, R. B., "The Magic of Microarrays". *Scientific American*, febrero de 2002. Cómo se hacen los microarreglos, cómo funcionan y cómo pueden emplearse para ofrecer atención médica personalizada. Es una clara exposición.

Gura, T. "New Genes Boost Rice Nutrients." *Science*, agosto de 1999. Explicación de cómo el arroz fue sometido a ingeniería genética para producir los precursores de vitamina A.

Hoplin, K. "The Risks on the Table". *Scientific American*, abril de 2001. Hoplin describe las controversias sobre si los cultivos GM se pueden ingerir sin ningún riesgo.

Langridge, W. H. R. "Edible Vaccines". *Scientific American*, septiembre de 2000. Pueden desarrollarse plantas para producir vacunas o tratamientos de enfermedades.

Martindale, D. "Pink Slip in your Genes". *Scientific American,* enero de 2001. ¿Los empleadores deberían tener acceso a la información genética acerca de sus empleados? Si es así, ¿qué se les debería permitir que hicieran?

Marvier, M. "Ecology of Transgenic Crops". *American Scientist*, marzo/abril de 2001. Un artículo profundo que valora los beneficios, los riesgos y las incertidumbres acerca de los cultivos transgénicos.

Miller, R. V. "Bacterial Gene Swapping in Nature". *Scientific American*, enero de 1998. ¿Qué tan probable es que los genes introducidos por bioingeniería a organismos se transfieran de manera inadvertida a organismos silvestres?

Palevitz, B. A. "Society Honors Golden Rice Inventor". *The Scientist,* agosto de 2001. Ingo Potrykus, uno de los investigadores clave que participaron en la producción del arroz dorado, describe sus motivos, triunfos y confusiones.

Scientific American, junio de 1997. Número especial dedicado a las probabilidades de la terapia del gen humano.

Weidensaul, S. "Raising the Dead". *Audubon,* mayo/junio de 2002. ¿Puede emplearse la clonación para revivir a las especies extintas a partir de los especímenes de museo? Don Colgan intenta recrear el lobo marsupial de Tasmania.

Wheelwright, J. "Body, Cure Itself". *Discover*, marzo de 2002. La promesa de la terapia del gen es enorme, pero hasta ahora los resultados han sido decididamente ambiguos.

Wheelwright, J. "Bad Genes, Good Drugs". *Discover*, abril de 2002. Los investigadores están empleando los resultados del Proyecto del Genoma Humano para identificar los genes que predisponen a la gente a enfermedades como el Alzheimer y para desarrollar nuevos medicamentos con el fin de combatir tales enfermedades.



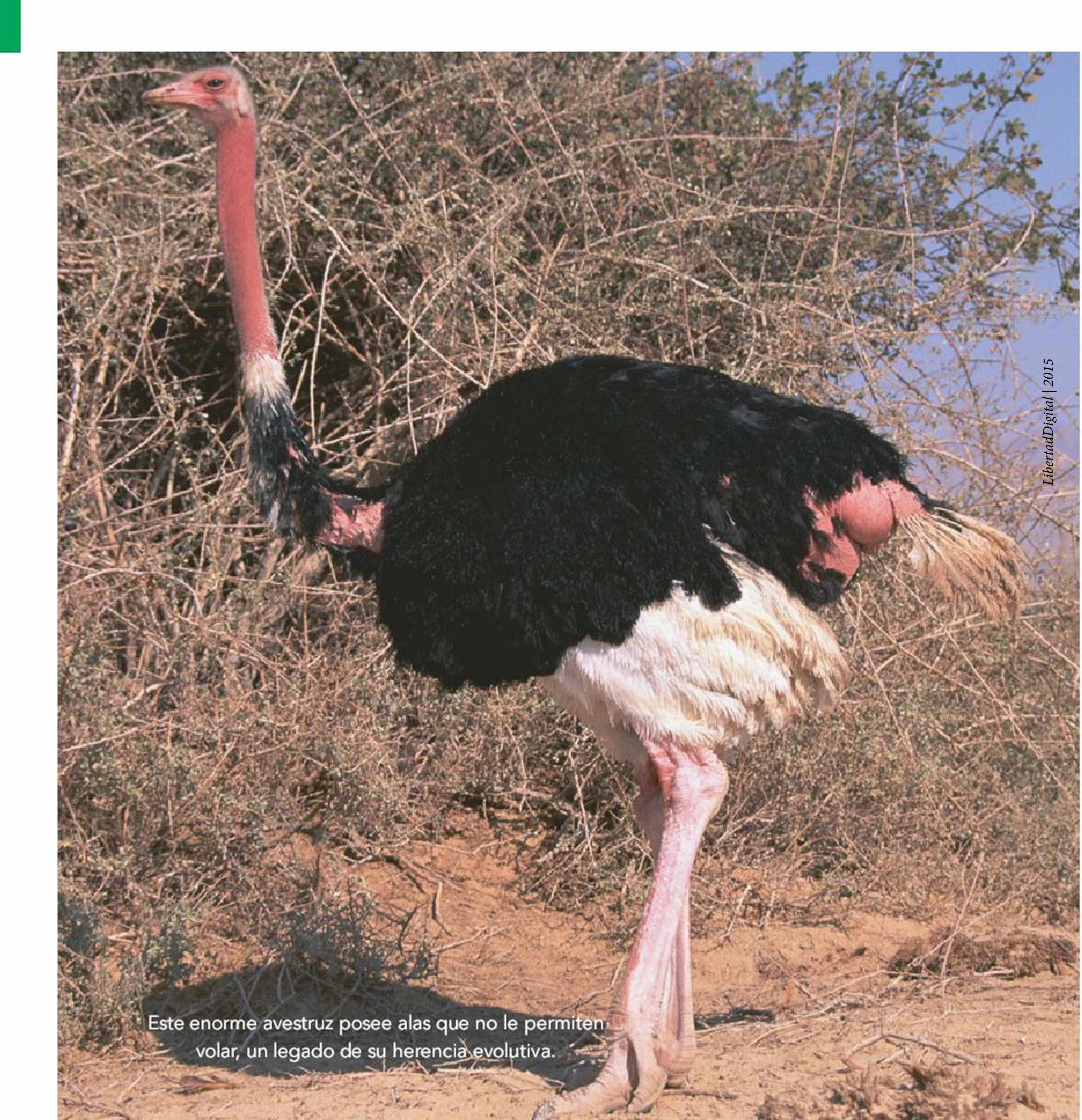
UNIDAD 3

Evolución y diversidad de la vida

La fantasmal magnificencia de los huesos antiguos evoca imágenes de un mundo perdido. Los restos fósiles de criaturas extintas, como este esqueleto del dinosaurio *Triceratops*, ofrecen pistas a los biólogos que intentan reconstruir la historia de la vida.

CAPÍTULO

14 Principios de la evolución



Este enorme avestruz posee alas que no le permiten volar, un legado de su herencia evolutiva.

DE UN VISTAZO



ESTUDIO DE CASO

¿QUÉ TAN ÚTILES SON LAS MUELAS DEL JUICIO?

¿YA TE EXTRAJERON las muelas del juicio? Si no es así, probablemente sólo es cuestión de tiempo. Casi todos nosotros tenemos que recurrir a un cirujano dental para que nos extraiga las muelas del juicio. No hay espacio suficiente en nuestras mandíbulas para estos molares que se encuentran al final de ellas, y extraerlos es la mejor forma de evitar problemas dentales. Además, la extracción no causa daño, puesto que no necesitamos esos molares. En realidad, son inútiles.

Si ya has pasado por la extracción de alguna de las muelas del juicio, quizá te hayas preguntado por qué *tenemos* estos molares que carecen de utilidad. Los biólogos plantean la hipótesis de que los tenemos porque nuestros antepasados, parecidos a los monos, los tenían y nosotros simplemente los heredamos, aun cuando no los necesitemos. La presencia de estructuras que no tienen una función en ciertas especies vivientes, pero que *son* útiles en otras, demuestra que diferentes especies comparten antepasados comunes.

Una excelente evidencia de la conexión entre rasgos que carecen de utilidad y antepasados que evolucionaron está en las aves que no vuelan. Considera al avestruz, un ave que puede llegar a medir 2.5 metros y pesar unos 135 kilogramos. Estas enormes criaturas no vuelan. A pesar de ello, poseen alas, al igual que los gorriones y los patos. ¿Por qué los avestruces tienen alas que no les permiten volar? Porque el antepasado común de los gorriones, patos y avestruces tenía alas, y así también todos sus descendientes, aunque no las necesiten. Los cuerpos de los organismos actuales poseen algunas estructuras heredadas de sus antepasados que carecen de función.

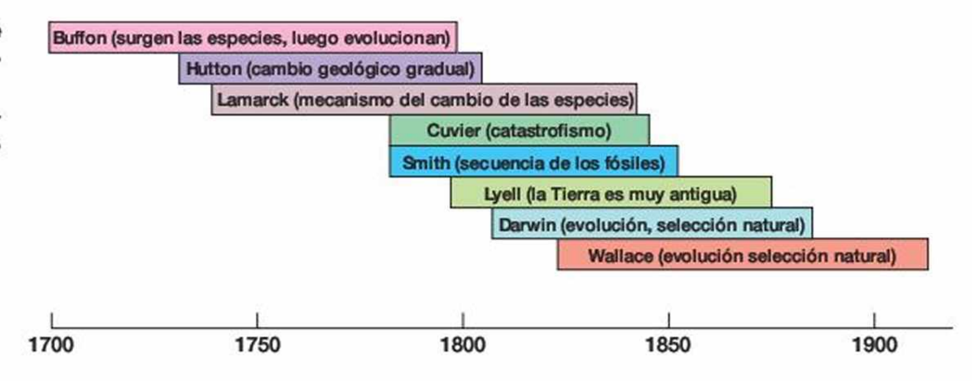


FIGURA 14-1 Una línea del tiempo de los orígenes del pensamiento evolucionista
Cada barra representa el periodo de vida de una figura clave en el desarrollo de la moderna biología evolutiva.

14.1 ¿CÓMO SE DESARROLLARON LAS IDEAS SOBRE LA EVOLUCIÓN?

Cuando comenzaste a estudiar biología, es muy probable que no hayas encontrado la conexión entre tus muelas del juicio y las alas de un avestruz. Pero la conexión existe y se puso al descubierto gracias al concepto que unifica toda la biología: la **evolución**, que es el cambio a lo largo del tiempo en las características de las poblaciones.

La biología moderna se basa en nuestra comprensión de que la vida ha evolucionado, pero los primeros científicos no reconocieron este principio fundamental. Las principales ideas de la biología evolutiva fueron ampliamente aceptadas sólo después de la publicación del trabajo de Charles Darwin a finales del siglo XIX. No obstante, el fundamento intelectual en el que se basan estas ideas se desarrolló gradualmente a lo largo de los siglos anteriores a la época en que vivió Darwin. (Quizá quieras remitirte a la línea del tiempo de la **FIGURA 14-1** conforme leas la siguiente reseña histórica).

Los primeros estudios de biología no incluían el concepto de evolución

La ciencia antes de Darwin, fuertemente influida por la teología, sostenía que todos los organismos fueron creados simultáneamente por Dios, y que toda forma de vida permanecía fija e inmutable desde el momento de su creación. Esta explicación del origen de la diversidad de la vida fue expresada elegantemente por los antiguos filósofos griegos, en especial por Platón y Aristóteles. Platón (427-347 a. C.) propuso que todo objeto existente en la Tierra era simplemente un reflejo temporal de su "forma ideal" inspirada por la divinidad. Aristóteles (384-322 a. C.), discípulo de Platón, clasificó todos los organismos en una jerarquía lineal a la que llamó la "escala de la Naturaleza" (**FIGURA 14-2**).

Estas ideas constituyeron el fundamento de la idea de que la forma de cada tipo de organismo es siempre la misma. Esta opinión prevaleció sin cuestionarse durante casi 2000 años. Sin embargo, en el siglo XVII empezaron a surgir evidencias que erosionaron el dominio de esta visión estática de la creación.

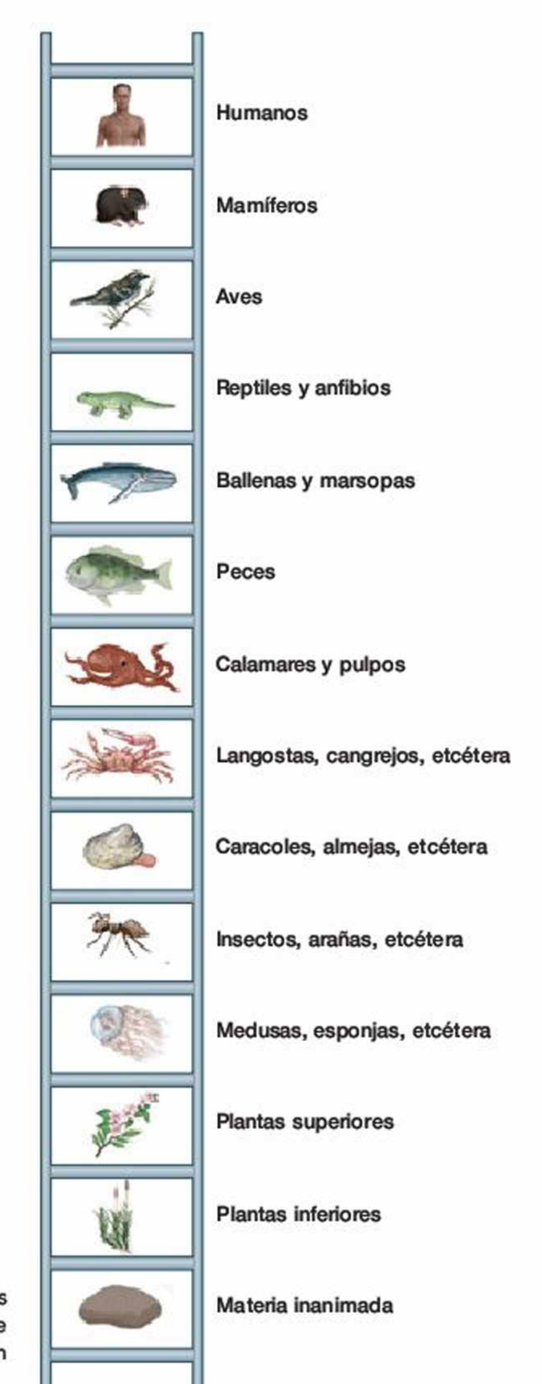


FIGURA 14-2 Escala de la naturaleza de Aristóteles
En la visión de Aristóteles, las especies fijas e inmutables podían clasificarse de acuerdo con su cercanía creciente a la perfección; los organismos inferiores se encuentran en la parte baja y los superiores en la parte más alta.

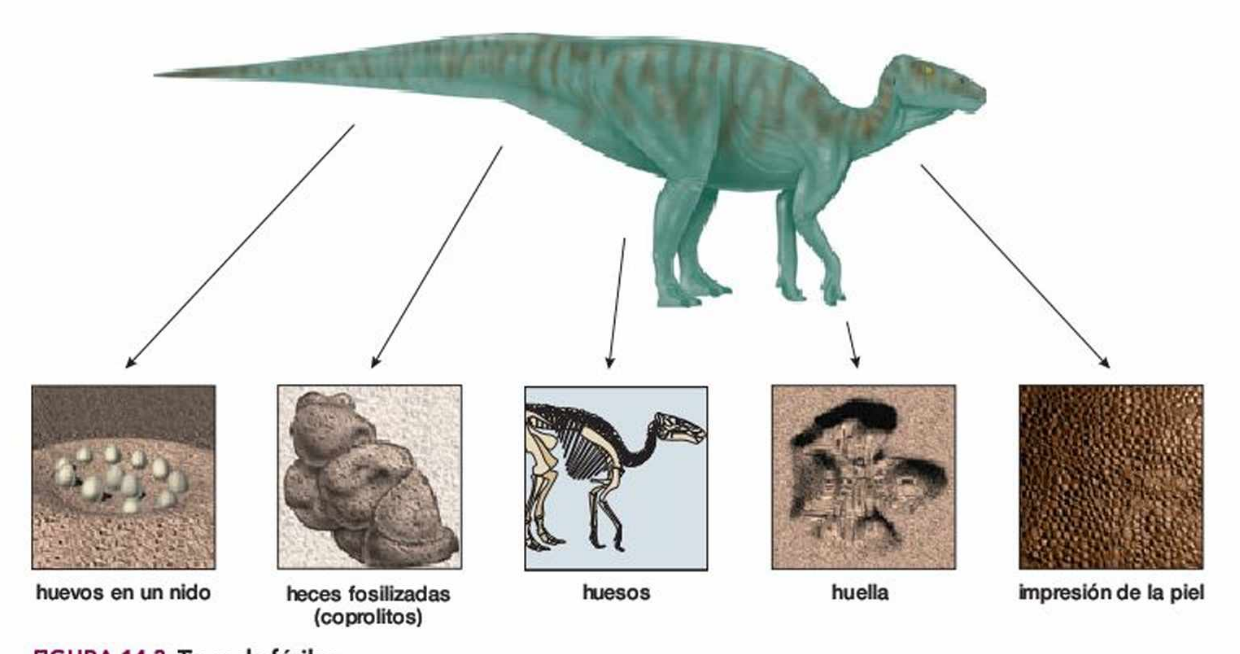


FIGURA 14-3 Tipos de fósiles
Cualquier parte o rastro de un organismo que se conserva en una roca o en sedimentos es un fósil.

La exploración de nuevos territorios reveló una sorprendente diversidad de la vida

Los europeos que exploraron y colonizaron África, Asia y América con frecuencia se hacían acompañar de naturalistas, quienes observaban y recolectaban las plantas y los animales de estas tierras desconocidas (para los europeos). En el siglo XVIII, las observaciones y colecciones acumuladas de los naturalistas comenzaron a revelar la verdadera magnitud de la diversidad de la vida. El número de especies, o diferentes tipos de organismos, era mucho mayor de lo que se pensaba.

Estimulados por la nueva evidencia de la increíble diversidad de la vida, algunos naturalistas del siglo XVIII comenzaron a tomar nota de algunos patrones fascinantes. Por ejemplo, notaron que las especies encontradas en un lugar eran diferentes de aquellas encontradas en otros, de manera que cada área tenía su propio conjunto distintivo de especies. Además, los naturalistas notaron que algunas de las especies en un determinado lugar se parecían notablemente entre sí, aunque diferían en algunas características. Para algunos científicos de la época, las diferencias entre las especies de distintas áreas geográficas y la existencia de grupos de especies similares dentro de una misma área parecían incongruentes con la idea de que las especies eran inmutables.

Algunos científicos especularon que la vida había evolucionado

Algunos científicos del siglo XVIII fueron aún más lejos al especular que las especies, de hecho, habían cambiado a lo largo del tiempo, Por ejemplo, el naturalista francés Georges Louis LeClerc (1707-1788), conocido con el título de Conde de Buffon, sugirió que quizá la creación original suministró un número relativamente reducido de especies fundadoras y que algunas de las especies modernas habían sido "concebidas por la Naturaleza y producidas por el Tiempo", es decir, que habían evolucionado mediante procesos naturales.

Los descubrimientos de fósiles demostraron que la vida había cambiado a lo largo del tiempo

Conforme Buffon y sus contemporáneos ponderaban las implicaciones de los nuevos descubrimientos biológicos, los avances en geología despertaron más dudas acerca de la idea de que las especies eran inalterables. Fueron especialmente importantes los descubrimientos —durante las excavaciones para construir caminos, minas y canales— de fragmentos de roca que parecían ser parte de organismos vivientes. La gente había tenido conocimiento de tales **fósiles** desde el siglo XV, pero se pensaba que la mayoría de ellos eran rocas comunes que el viento, el agua o las personas habían labrado hasta darles forma de seres vivos. Sin embargo, conforme se descubrieron más y más fósiles, se hizo evidente que se trataba de restos de plantas o animales que habían muerto mucho tiempo atrás y que se habían transformado en roca o, de alguna manera, se habían preservado en ella (FIGURA 14-3).

Hacia principios del siglo XIX, algunos investigadores pioneros se dieron cuenta de que también la forma como los fósiles estaban distribuidos en la roca era significativa. Después de estudiar las capas de roca y los fósiles detenidamente, el topógrafo británico William Smith (1769-1839) comprendió que ciertos fósiles siempre se encontraban en las mismas capas de roca. Más aún, la organización de los fósiles y de las capas de roca era la misma en todos los casos: el fósil de tipo A siempre se encontraba en una capa de roca asentada debajo de una capa más reciente que contenía el fósil de tipo B, la cual, a la vez, se ubicaba debajo de una capa aún más reciente en la que se encontraba el fósil de tipo C, y así sucesivamente.

Los científicos de esa época también descubrieron que los restos fósiles mostraban una notable variación gradual en su forma. Casi todos los fósiles encontrados en las capas de roca más bajas eran muy diferentes de las formas modernas, mientras que la semejanza con las formas modernas aumentaba gradualmente conforme se avanzaba hacia las rocas más recientes. Muchos de estos fósiles eran los restos de especies

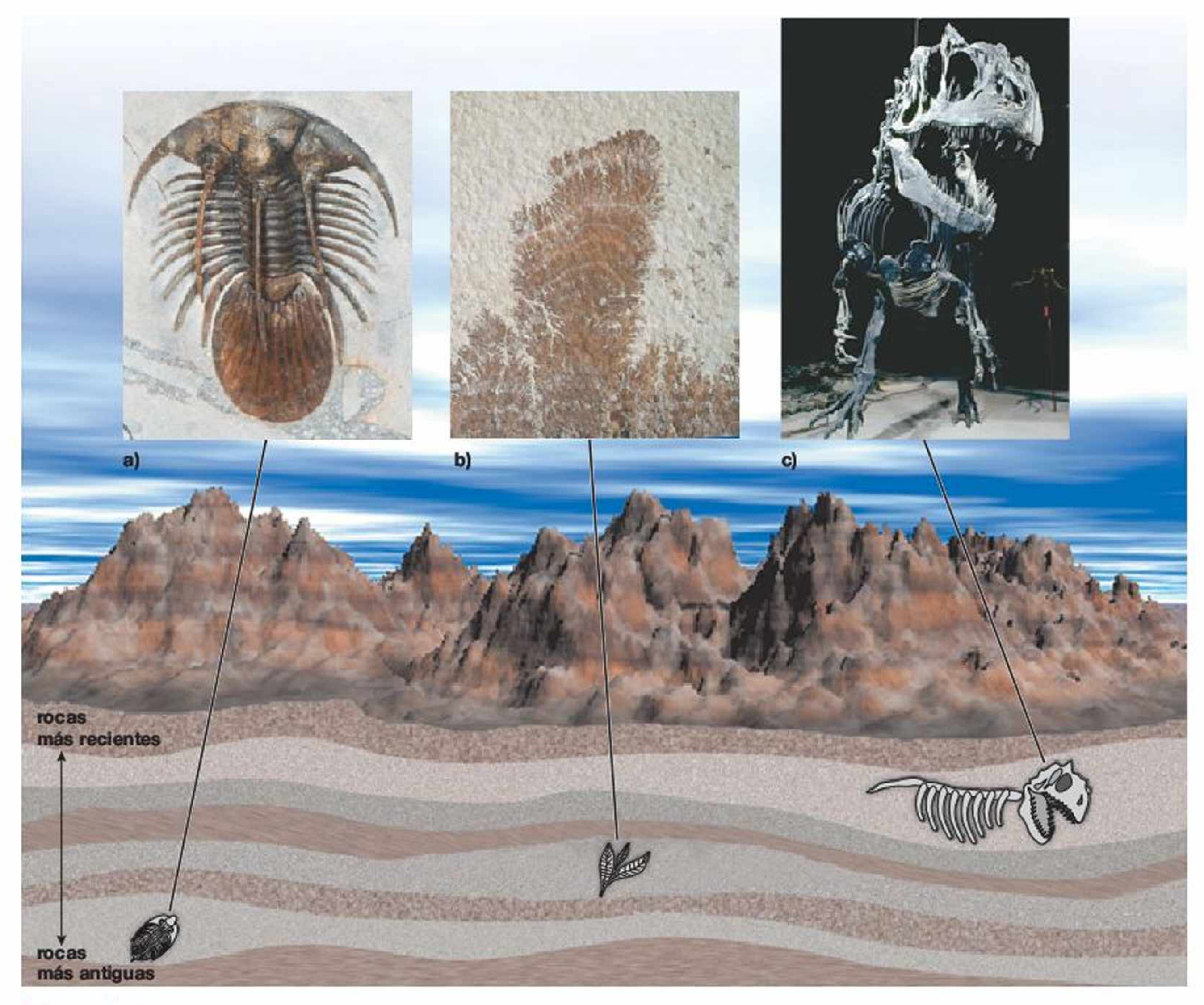


FIGURA 14-4 Fósiles de organismos extintos
Los fósiles constituyen un sólido apoyo para la idea de que los organismos que viven actualmente no fueron creados todos de una sola vez, sino que surgieron en el transcurso del tiempo por el proceso de evolución. Si todas las especies hubieran sido creadas simultáneamente, no esperaríamos encontrar ***a)*** los trilobites en capas de roca más antiguas que ***b)*** los helechos de semilla, los que a su vez aparecen en capas más profundas que ***c)*** los dinosaurios, como el *Allosaurus*. Los trilobites se extinguieron hace alrededor de 230 millones de años, los helechos de semilla, hace 150 millones de años, y los dinosaurios hace 65 millones de años.

vegetales o animales que se habían *extinguido*, es decir, que ningún ejemplar de la especie vivía aún en la Tierra (FIGURA 14-4).

Al considerar en conjunto estos hechos, algunos científicos llegaron a la inevitable conclusión de que en el pasado vivieron diferentes tipos de organismos en distintas épocas.

Algunos científicos idearon explicaciones no evolutivas a partir de los fósiles

A pesar de la creciente evidencia de los fósiles, muchos científicos de la época no aceptaban la propuesta de que las especies sufrían modificaciones y de que algunas habían surgido en el transcurso del tiempo. Con el fin de explicar la multitud de especies extintas dejando intacta al mismo tiempo la idea de la creación por parte de Dios, Georges Cuvier (1769-1832) propuso la teoría del **catastrofismo**. Cuvier, un paleontólogo francés, formuló la hipótesis de que se había creado inicialmente una cantidad inmensa de especies. Catástrofes sucesivas (como el diluvio universal que se describe en la Biblia) produjeron las capas de roca y destruyeron numerosas especies, fosilizando al mismo tiempo algunos de sus restos. Los organismos del mundo moderno, según su teoría, son las especies que sobrevivieron a las catástrofes.

La geología ofreció la evidencia de que la Tierra es sumamente antigua

La hipótesis de Cuvier de un mundo moldeado por sucesivas catástrofes se vio cuestionada por el trabajo del geólogo Charles Lyell (1797-1875). Lyell, con base en el pensamiento de James Hutton (1726-1797) y considerando las fuerzas del viento, el agua y los volcanes, llegó a la conclusión de que no había necesidad de recurrir a las catástrofes para explicar los descubrimientos de la geología. ¿Acaso los ríos desbordados no depositan capas de sedimentos? ¿No producen los flujos de lava capas de basalto? ¿Por qué, entonces, debemos suponer que las capas de roca prueban algo más que la existencia de procesos naturales ordinarios que se llevan a cabo repetidamente en el transcurso de largos periodos? Este concepto, conocido como **uniformitarismo**, tenía profundas implicacio-

FIGURA 14-5 Los pinzones de Darwin, residentes de las islas Galápagos
Cada especie se alimenta de un tipo distinto de comida y tiene un pico con un tamaño y forma característicos porque la selección natural ha favorecido a los individuos más aptos para explotar eficientemente cada fuente de alimento. Más allá de las diferencias en sus picos, los pinzones son muy parecidos.



a) Pinzón grande de tierra, con pico que le permite comer semillas grandes



b) Pinzón pequeño de tierra, con pico idóneo para comer semillas pequeñas



c) Pinzón gorjeador, con pico que le permite comer insectos



d) Pinzón arbóreo vegetariano, con pico adecuado para comer hojas

nes ya que supone que la Tierra es sumamente antigua.

Antes de la publicación del trabajo de Lyell en apoyo al uniformitarismo en 1830, algunos científicos pensaban que la Tierra podría tener tan sólo unos cuantos miles de años de antigüedad. Si se cuentan las generaciones en el Antiguo Testamento, por ejemplo, se obtiene una edad máxima de 4000 a 6000 años. Un planeta de esta corta edad pone obstáculos a la idea de que la vida evolucionó. Por ejemplo, escritores tan antiguos como Aristóteles describieron lobos, ciervos, leones y otros organismos que eran idénticos a los que existían en Europa más de 2000 años después. Si los organismos habían cambiado tan poco durante ese periodo, ¿cómo era posible que especies completamente nuevas hubieran surgido si la Tierra fue creada tan sólo unos 2000 años antes de la época de Aristóteles?

Si, como pensaba Lyell, las capas de roca con un grosor de cientos de metros se formaron mediante procesos naturales y lentos, entonces la Tierra debía ser realmente antigua, con una edad de varios millones de años. De hecho, Lyell concluyó que la Tierra era eterna. (Los geólogos modernos estiman que la Tierra tiene una antigüedad de 4500 millones de años; véase "Investigación científica: ¿Cómo sabemos qué tan antiguo es un fósil?" en el capítulo 17).

Lyell (y Hutton, su predecesor intelectual) demostraron que había suficiente tiempo para que ocurriera la evolución. Pero, ¿cuál era el mecanismo? ¿Qué proceso pudo desencadenar la evolución?

Algunos biólogos anteriores a Darwin propusieron mecanismos de evolución

Uno de los primeros científicos en proponer un mecanismo de evolución fue el biólogo francés Jean Baptiste Lamarck (1744-1829). A Lamarck le impresionó la progresión de las formas en las capas de roca. Observó que los fósiles más antiguos tienden a ser más simples, en tanto que los fósiles más recientes tienden a ser más complejos y más parecidos a los organismos actuales. En 1801 Lamarck propuso la hipótesis de que los organismos evolucionan mediante la **herencia de características adquiridas**, un proceso por el que los organismos vivos sufren modificaciones en función del uso o desuso de algunas de sus partes y heredan estas modificaciones a sus descendientes. ¿Por qué tendría que modificarse el cuerpo de los organismos? Lamarck propuso que todos los organismos poseen un impulso innato hacia la perfección. Por ejemplo, si los antepasados de las jirafas estiraban el cuello para alimentarse de las hojas que crecían a gran altura en los árboles, su cuello se alargaba un poco. Sus descendientes habrían heredado este cuello más largo y se habrían estirado aún más para alcanzar hojas todavía más altas. Con el tiempo, este proceso pudo haber dado origen a las jirafas modernas, con un cuello en verdad muy largo.

En la actualidad sabemos cómo funciona la herencia y que el proceso evolutivo no es como el que propuso Lamarck. Las características adquiridas no se heredan. El hecho de que un futuro padre levante pesas no significa que sus hijos se parecerán a Arnold Schwarzenegger. Recordemos que en tiempos de Lamarck aún no se habían descubierto los principios de la herencia. (Mendel nació unos cuantos años antes de que Lamarck muriera). De cualquier forma, la idea de Lamarck de que la herencia desempeña un papel importante en la evolución fue una importante influencia en los biólogos posteriores, quienes descubrieron la clave del mecanismo de evolución.

Darwin y Wallace describieron un mecanismo de evolución

Hacia mediados del siglo XIX cada vez más biólogos concluyeron que las especies existentes habían evolucionado a partir de otras que les precedieron. Pero, ¿cómo? En 1858 Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, cada uno por su cuenta, aportaron pruebas convincentes de que la fuerza motriz del cambio evolutivo era un proceso simple, pero poderoso.

Aunque sus antecedentes sociales y educativos eran muy distintos, Darwin y Wallace eran muy semejantes en ciertos aspectos. Ambos habían viajado extensamente por los trópicos y habían estudiado una asombrosa variedad de plantas y animales que habitan en esas regiones. Ambos encontraron que algunas especies diferían sólo en unos cuantos aspectos

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Charles Darwin: La naturaleza era su laboratorio

Al igual que muchos estudiantes en la actualidad, Charles Darwin sobresalió sólo en las materias que despertaban su curiosidad. Aunque su padre era médico, Darwin no se interesaba por la medicina y era incapaz de presenciar una intervención quirúrgica. Finalmente se graduó en teología en la Universidad de Cambridge, aunque el tema tenía un escaso interés para él. Lo que realmente le gustaba hacer era caminar por las colinas, observar las plantas y los animales, recolectar especímenes nuevos, inspeccionar sus estructuras y clasificarlos.

En 1831, cuando Darwin tenía sólo 22 años (**FIGURA E14-1**), obtuvo el puesto de "caballero de compañía" del capitán Robert Fitzroy en el barco de Su Majestad, el *Beagle*, a una expedición de exploración que duró cinco años, primero a lo largo del litoral de América del Sur y luego alrededor del mundo.

El viaje de Darwin a bordo del *Beagle* sembró las semillas de su teoría de la evolución. Además de sus deberes como acompañante del capitán, Darwin fungió como el naturalista oficial de la expedición y sus tareas consistían en observar y recolectar especímenes geológicos y biológicos. El *Beagle* navegó hacia América del Sur e hizo muchas escalas a lo largo de la costa. Ahí, Darwin observó las plantas y los animales de los trópicos y quedó asombrado por la diversidad de especies en comparación con las de Europa.

Aunque abordó el *Beagle* convencido de la permanencia de las especies, sus experiencias le llevaron muy pronto a poner esta idea en duda. Darwin descubrió una serpiente con extremidades posteriores rudimentarias, a la cual calificó de "la vía mediante la cual la naturaleza une los lagartos con las serpientes" (**FIGURA E14-2**). Otra víbora hacía vibrar la cola como serpiente de cascabel, pero no tenía cascabel y, por consiguiente, tampoco hacía ruido. De manera análoga, Darwin advirtió que los pingüinos usaban las alas como remos en el agua y no para volar. Si un Creador había dado vida individualmente a cada animal en su forma presente, en armonía con su ambiente actual, ¿qué propósito podrían tener estos arreglos provisionales?

Quizá la escala más importante del viaje fue el mes que permaneció en las islas Galápagos, a cierta distancia de la costa

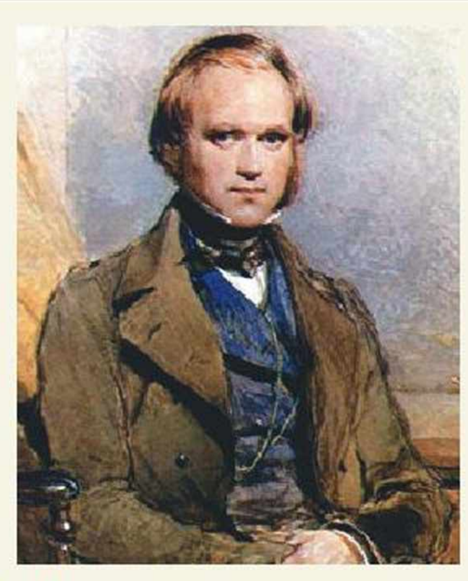


FIGURA E14-1 Retrato de Darwin en su juventud

noroccidental de América del Sur. Ahí, Darwin encontró tortugas enormes. En las diversas islas habitaban tipos claramente diferentes de tortugas. Darwin también encontró varios tipos de pinzones y notó que, al igual que sucedía con las tortugas, en diversas islas había tipos ligeramente distintos de pinzones. ¿Sería posible que las diferencias entre estos organismos hubieran surgido después de quedar aislados unos de otros en islas individuales? La diversidad de tortugas y pinzones le obsesionó durante varios años.

Darwin regresó a Inglaterra en 1836, después de cinco años de navegación en el *Beagle*, y desde entonces se le consideró como uno de los naturalistas más destacados de su época. Pero en su mente estaba siempre presente, atormentándolo, el problema de cómo las poblaciones aisladas llegaron a diferenciar-

(**FIGURA 14-5**). Ambos estaban familiarizados con el registro fósil, que mostraba tendencia hacia una mayor complejidad con el paso del tiempo. Por último, ambos conocían los estudios de Hutton y Lyell, quienes proponían que la Tierra es sumamente antigua. Estos hechos sugirieron a Darwin y a Wallace que las especies cambian con el tiempo. En resumen, ambos buscaban un mecanismo capaz de provocar el cambio evolutivo.

De los dos, Darwin fue el primero en describir en un documento su mecanismo propuesto para la evolución. Darwin escribió ese documento en 1842, pero no lo publicó, quizá porque se sentía temeroso de la controversia que se generaría. Algunos historiadores se preguntan si Darwin se habría decidido a publicar su trabajo si no hubiera recibido, 16 años después, un borrador de un documento de Wallace que contenía ideas notablemente similares a las suyas. Entonces, Darwin comprendió que no podía esperar más.

En 1858 Darwin y Wallace, cada uno por su parte, describieron un mecanismo de la evolución en artículos notablemente similares que presentaron ante la Linnaean Society de Londres. En un principio, sus artículos tuvieron poca repercusión. De hecho, el secretario de la sociedad escribió en su informe anual que nada interesante había ocurrido en ese año. Por fortuna, al año siguiente Darwin publicó su monumental obra *El origen de las especies por medio de la selección natural*, que atrajo mucha atención hacia la nueva teoría.

14.2 ¿CÓMO SABEMOS QUE HA HABIDO EVOLUCIÓN?

En la actualidad, prácticamente todos los biólogos consideran la evolución como un hecho. ¿Por qué? Porque hay una cantidad abrumadora de pruebas que no permite llegar a otra conclusión. Las líneas fundamentales de prueba proceden de los fósiles, la anatomía comparada (el estudio de cómo las estructuras anatómicas difieren entre las especies), la embriología, la bioquímica y la genética.



FIGURA E14-2 Los vestigios de extremidades posteriores en una serpiente
Algunas serpientes tienen pequeños "espolones" (señalados con una flecha en la fotografía grande) donde sus lejanos antepasados tenían extremidades posteriores. En algunas especies, los vestigios de estas estructuras incluso conservan garras (imagen en recuadro).

se. Una parte de la solución le llegó desde una fuente insólita: los escritos de un economista y clérigo inglés, Thomas Malthus. En su *Ensayo sobre el principio de la población*, Malthus escribió: "Por lo tanto, se puede afirmar sin lugar a dudas que la población [humana], en ausencia de restricciones, continúa duplicándose cada 25 años, es decir, aumenta en proporción geométrica".

Darwin comprendió que un principio análogo es válido con las poblaciones de plantas y animales. De hecho, casi todos los organismos se reproducen con mayor rapidez que los seres humanos (pensemos en el conejo, el diente de león y la mosca doméstica) y, por consiguiente, podrían formar poblaciones abrumadoras en corto tiempo. No obstante, el mundo no está repleto de conejos, dientes de león o moscas: las poblaciones naturales no crecen "sin restricción", sino que tienden a conservar un tamaño aproximadamente constante. Es evidente que deben morir cantidades inmensas de individuos en cada generación, y que la mayoría de ellos no se reproducen.

Con fundamento en su experiencia como naturalista, Darwin comprendió que los miembros individuales de una especie suelen diferir unos de otros. Además, los individuos de cada generación que mueren sin haberse reproducido no es un hecho arbitrario, sino que depende hasta cierto punto de las estructuras y destrezas de los organismos. De esta observación nació la teoría de la evolución por selección natural. En palabras de Alfred Wallace, colega de Darwin: "Quienes año con año sobreviven a esta terrible destrucción deben ser, en conjunto, aquellos que cuentan con alguna pequeña superioridad que les permite escapar a cada forma especial de muerte a la que la gran mayoría sucumbe". He aquí el origen de la expresión "supervivencia del más apto". Esa "pequeña superioridad" que confiere mayor aptitud podría ser mayor resistencia al frío, una digestión más eficiente o cualquiera de cientos de otras ventajas, algunas de ellas muy sutiles.

Ahora todo encajaba. Darwin escribió: "De inmediato comprendí que, en estas circunstancias, las variaciones favorables tenderían a conservarse, y las desfavorables, a destruirse". Si las variaciones favorables se heredaban, entonces la especie en su totalidad terminaría por estar compuesta de individuos con la característica favorable. Con la continua aparición de nuevas variaciones (que se deben, como ahora sabemos, a mutaciones), las que, a la vez, están sujetas a nuevas selecciones, "el resultado... sería la formación de nuevas especies. Así, tuve por fin una teoría con la que podía trabajar".

Cuando Darwin publicó finalmente *El origen de las especies* en 1859, las pruebas habían llegado a ser verdaderamente contundentes. Aunque sus implicaciones no fueron comprendidas plenamente durante varias décadas, la teoría de Darwin de la evolución por selección natural ha llegado a ser un concepto unificador en prácticamente todo el campo de la biología.

Los fósiles ofrecen evidencias del cambio evolutivo al paso del tiempo

Puesto que los fósiles son restos de miembros de especies que son antepasados de especies modernas, cabe esperar el hallazgo de series progresivas de fósiles que parten de un organismo primitivo antiguo, pasan por varias etapas intermedias y culminan en las especies modernas. De hecho, esas series progresivas se han encontrado. Por ejemplo, los fósiles de los antepasados de las ballenas modernas ilustran las etapas en la evolución de una especie acuática a partir de antepasados terrestres (**FIGURA 14-6**). Series de fósiles pertenecientes a jirafas, elefantes, caballos y moluscos también muestran una evolución de sus estructuras corporales con el transcurso del tiempo. Estas series de fósiles sugieren que las nuevas especies evolucionaron a partir de especies preexistentes y tomaron su lugar. Ciertas series de caracoles de tierra fósiles presentan gradaciones tan sutiles de las estructuras anatómicas entre capas sucesivas de rocas que los paleontólogos tienen dificultad para decidir dónde termina una especie y dónde comienza la siguiente.

La anatomía comparada ofrece evidencia de que la descendencia ha sufrido modificaciones

Los fósiles representan fotografías instantáneas del pasado que permiten a los biólogos seguir el rastro de los cambios evolutivos, pero un examen meticuloso de los organismos actuales también ayuda a descubrir la historia de la evolución. Al comparar los cuerpos de organismos de diferentes especies se ponen de manifiesto semejanzas, que sólo se explican mediante la existencia de un origen común, y diferencias que sólo pueden ser el resultado de cambios evolutivos en la descendencia de un antepasado común. De esta forma, el estudio de la anatomía comparada aporta evidencias de que diferentes especies están vinculadas mediante una herencia evolutiva común.

Estructuras homólogas ofrecen pruebas de un origen común

La misma estructura anatómica puede experimentar modificaciones mediante la evolución para desempeñar diferentes funciones en distintas especies. Las extremidades anteriores

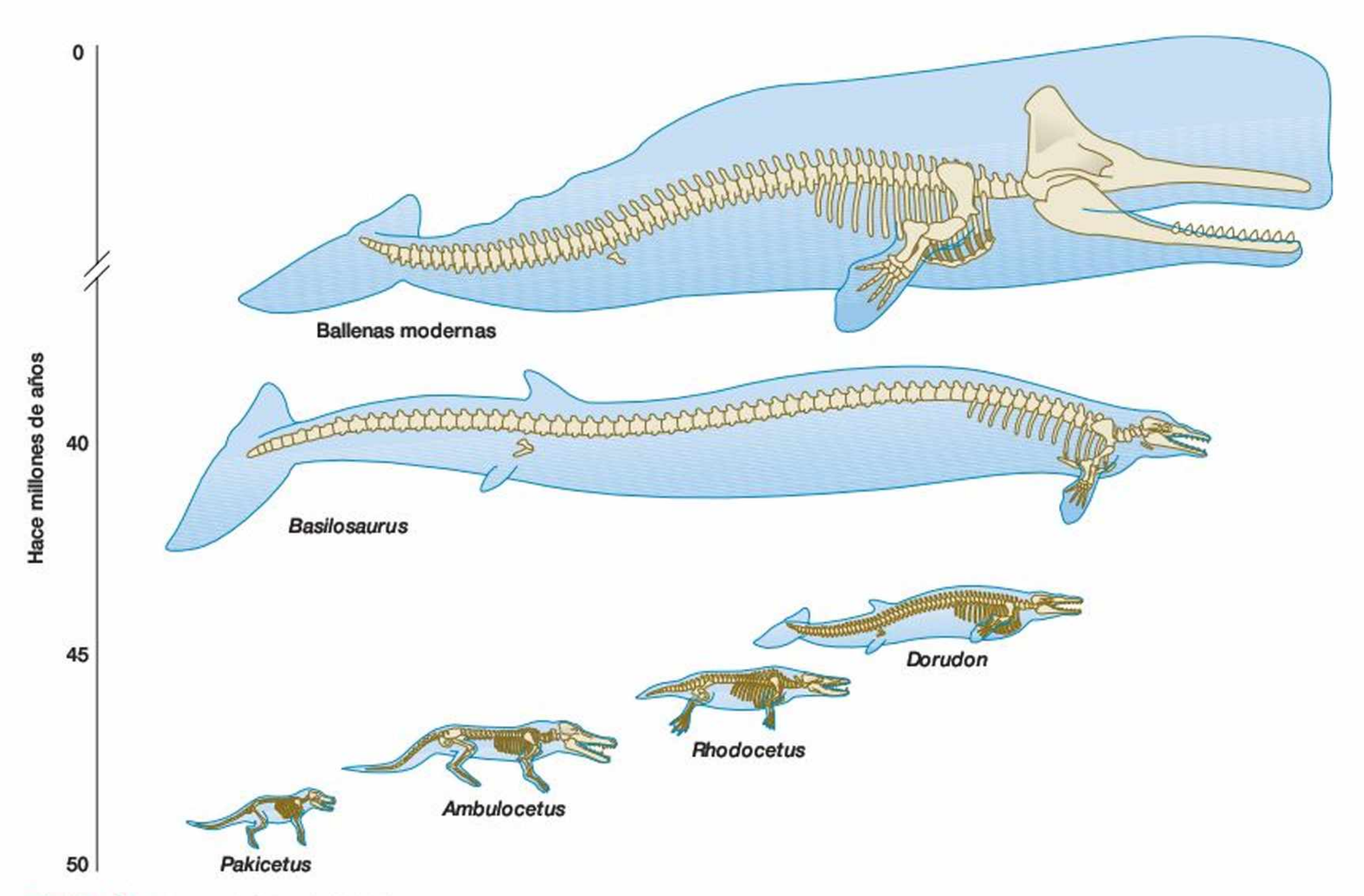


FIGURA 14-6 La evolución de la ballena
En los últimos 50 millones de años, las ballenas han evolucionado: de ser animales terrestres de cuatro patas se convirtieron en remadores semiacuáticos, luego en nadadores acuáticos con patas traseras encogidas, hasta llegar a convertirse en habitantes del océano con el cuerpo liso que las caracteriza en la actualidad. **PREGUNTA: La historia de los fósiles de algunos tipos de organismos modernos, como los tiburones y cocodrilos, muestra que su estructura y apariencia han cambiado muy poco a lo largo de cientos de millones de años. ¿Esto es evidencia de que tales organismos no han evolucionado con el paso del tiempo?**

de las aves y los mamíferos, por ejemplo, se utilizan de diversas formas para volar, nadar, correr en diferentes tipos de terreno, y asir objetos como ramas de árboles y herramientas. A pesar de la enorme diversidad de funciones, la anatomía interna de todas las extremidades anteriores de aves y mamíferos es notablemente similar (FIGURA 14-7). Resulta inconcebible pensar que una misma disposición de huesos sirva para desempeñar funciones de índole tan diversa, si cada animal hubiera sido creado por separado. En cambio, esta semejanza es exactamente lo que cabría esperar si las extremidades anteriores de aves y mamíferos provinieran de un antepasado común. Mediante una selección natural, esas extremidades han sufrido modificaciones para desempeñar una función específica. Las estructuras internamente similares como éstas reciben el nombre de **estructuras homólogas**, lo que significa que tienen el mismo origen evolutivo, a pesar de las posibles diferencias en cuanto a su función o aspecto actuales.

Estructuras sin función se heredaron de los antepasados

La evolución por selección natural también ayuda a explicar la curiosa existencia de **estructuras vestigiales** que, al parecer, carecen de un propósito definido. Algunos ejemplos son los molares de los vampiros (que sobreviven a base de una dieta de sangre y, por lo tanto, no mastican sus alimentos) y los huesos pélvicos de las ballenas y de ciertas serpientes (FIGURA 14-8). Es claro que estas dos estructuras vestigiales son homólogas respecto a estructuras que otros vertebrados (animales con columna vertebral) poseen y utilizan. La mejor explicación del hecho de que estas estructuras continúen existiendo en animales que no las utilizan es el considerarlas como una especie de "equipaje evolutivo". Por ejemplo, los antiguos mamíferos a partir de los cuales evolucionaron las ballenas tenían cuatro patas y un conjunto bien desarrollado de huesos pélvicos (véase la figura 14-7). Las ballenas no tienen patas traseras, pero poseen pequeños huesos pélvicos y de extremidades dentro de sus costados. Durante la evolución de las ballenas, la pérdida de las patas traseras les dio una ventaja, al hacer más aerodinámico el cuerpo para el desplazamiento dentro del agua. El resultado es la ballena moderna, con huesos pélvicos pequeños que no se utilizan.

Algunas semejanzas anatómicas son el resultado de la evolución en ambientes similares

El estudio de la anatomía comparada ha demostrado el origen común de la vida al identificar estructuras homólogas que diferentes especies heredaron de sus antepasados comunes, aunque los anatomistas comparativos también han identificado muchas semejanzas anatómicas que no provienen de un

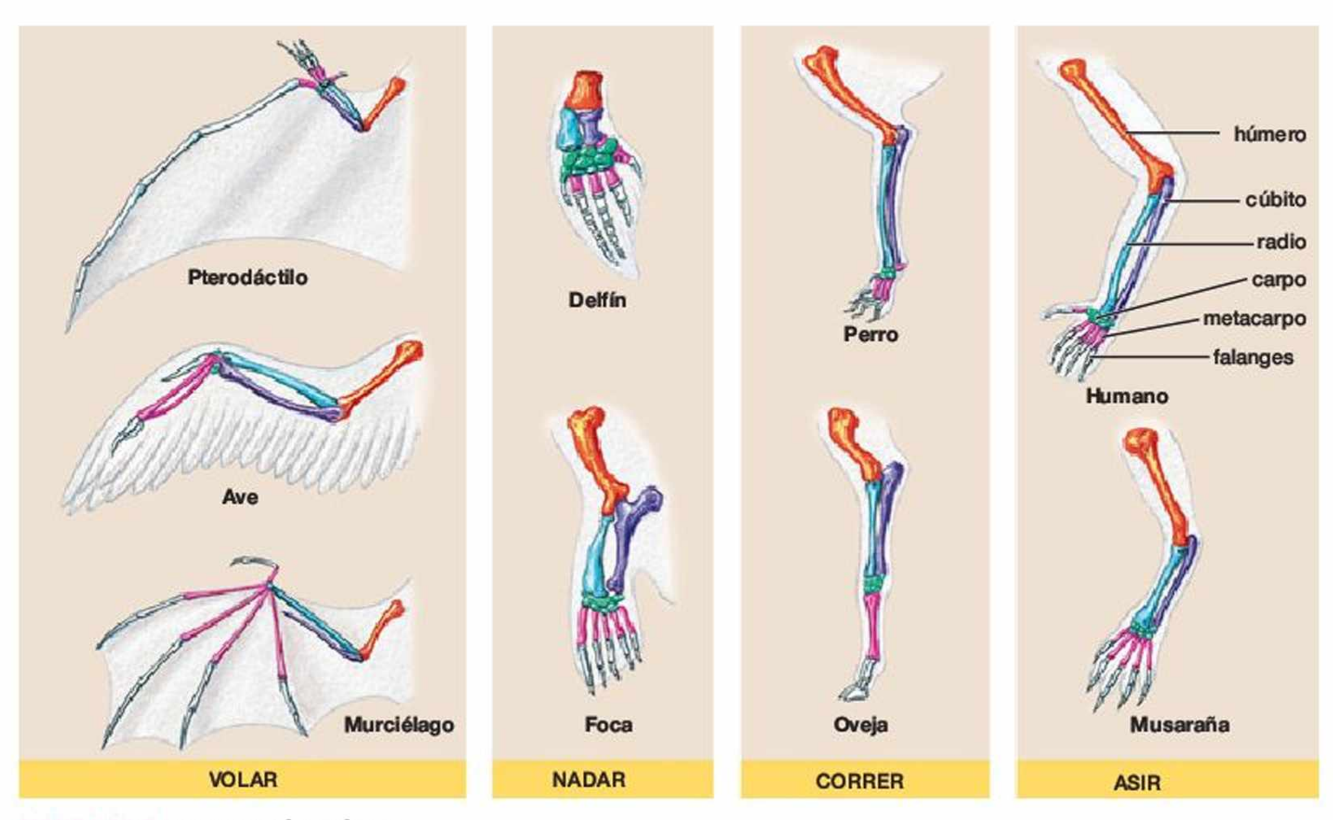


FIGURA 14-7 Estructuras homólogas
Pese a grandes diferencias en cuanto a función, las extremidades anteriores de todos estos seres vivos contienen el mismo conjunto de huesos, heredados por evolución de un antepasado común. Los huesos se muestran en diferentes colores para resaltar las correspondencias entre las diversas especies.

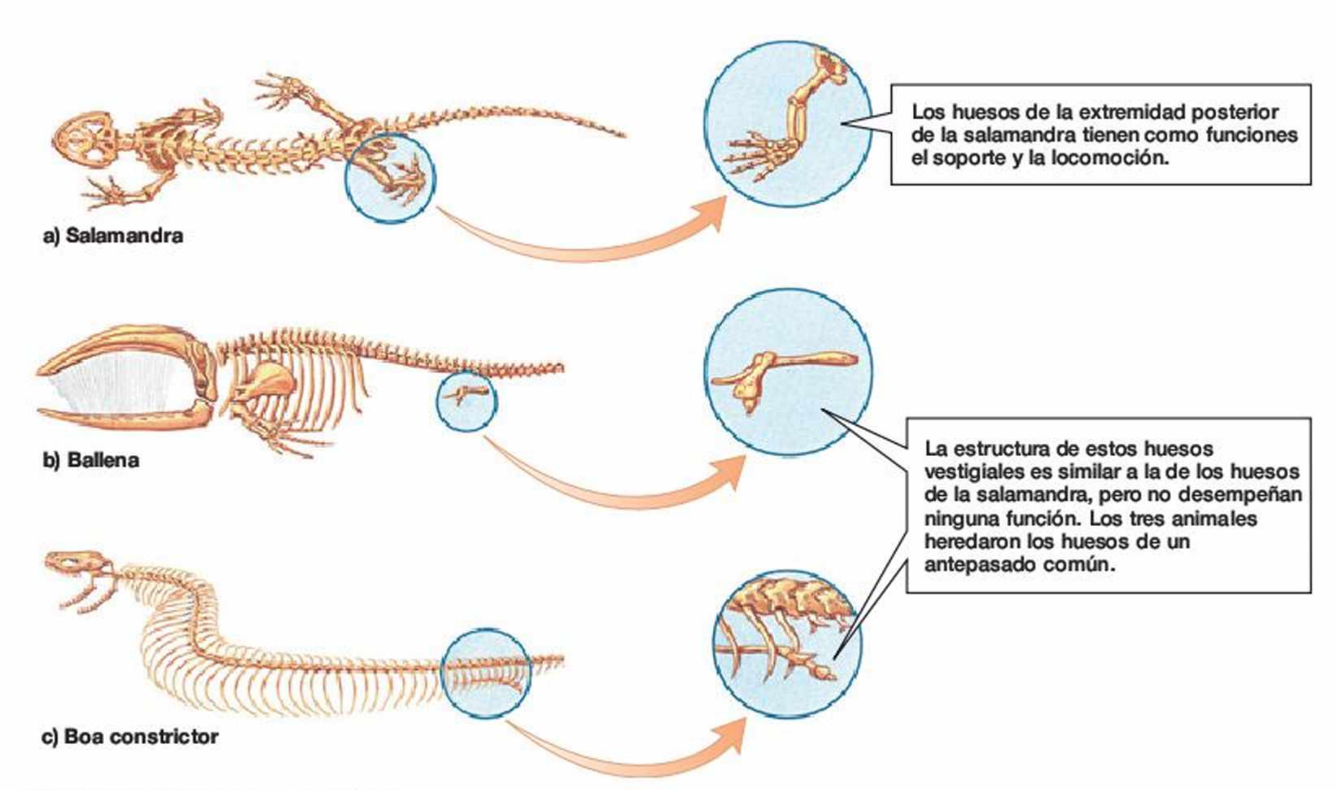


FIGURA 14-8 Estructuras vestigiales
Muchos organismos poseen estructuras vestigiales que no tienen función aparente. ***a)*** La salamandra, ***b)*** la ballena y ***c)*** la serpiente heredaron los huesos de las extremidades posteriores de un antepasado común; los huesos desempeñan una función en la salamandra, pero son vestigiales en la ballena y la serpiente. **EJERCICIO: Elabora una lista de estructuras vestigiales en los humanos. Para cada una, menciona la estructura homóloga correspondiente en especies no humanas.**


a)


b)


c)


d)

FIGURA 14-9 Estructuras análogas
La evolución convergente produce estructuras similares en apariencia, pero que difieren anatómicamente. Las alas de ***a)*** los insectos y ***b)*** las aves y las formas lisas y aerodinámicas de ***c)*** las focas y ***d)*** los pingüinos son ejemplos de estructuras análogas.
PREGUNTA: La cola del pavo real (véase la figura 15-12) y la cola de un perro ¿son estructuras homólogas o análogas?

antepasado común. En este último caso, tales similitudes provienen de la **evolución convergente**, en la que la selección natural es la causa de que estructuras no homólogas que desempeñan funciones similares se parezcan entre sí. Por ejemplo, tanto las aves como los insectos poseen alas, pero esta semejanza no surgió de la modificación evolutiva de una estructura que tanto las aves como los insectos heredaron de un antepasado común. Más bien, la semejanza surgió de una modificación de dos estructuras diferentes y no homólogas que terminaron por dar origen a estructuras similares superficialmente. Puesto que la selección natural favoreció el vuelo tanto en las aves como en los insectos, los dos grupos desarrollaron estructuras similares superficialmente —las alas— que son útiles para el vuelo. Tales estructuras no homólogas, similares en apariencia, se denominan **estructuras análogas** (FIGURA 14-9). Por lo general, las estructuras análogas son muy diferentes en su anatomía interna porque sus partes no provienen de estructuras de antepasados comunes.

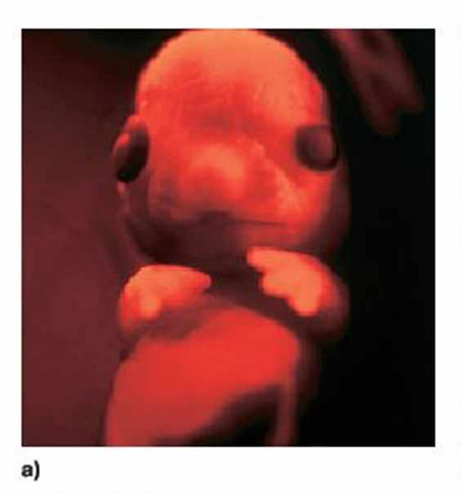
Las etapas embrionarias de los animales sugieren la existencia de antepasados comunes

A principios del siglo XIX, el embriólogo alemán Karl von Baer observó que todos los embriones (es decir, los organismos en desarrollo en el periodo que va de la fertilización al nacimiento) de vertebrados muestran un gran parecido entre sí en las primeras etapas de su desarrollo (FIGURA 14-10). En estas etapas embrionarias iniciales, los peces, las tortugas, los pollos, los ratones y los seres humanos tienen cola y hendiduras branquiales. Al proseguir su desarrollo y llegar a adultos, sólo los peces conservan las branquias, y sólo las tortugas, los ratones y los peces conservan colas apreciables.

¿Por qué diversos vertebrados presentan etapas de desarrollo similares? La única explicación convincente es que sus antepasados vertebrados poseían genes que dirigían el desarrollo de branquias y colas. Todos sus descendientes poseen todavía esos genes. En los peces estos genes permanecen activos durante todo el desarrollo; el resultado de ello es que los adultos tienen cola y branquias. En los seres humanos y en los pollos estos genes están activos sólo durante las etapas iniciales del desarrollo y las estructuras se pierden por completo o son poco notorias en los adultos.

Los análisis bioquímicos y genéticos modernos ponen de manifiesto el parentesco entre diversos organismos

Durante siglos, los biólogos han estado conscientes de las similitudes anatómicas y embriológicas entre organismos, pero era necesario el surgimiento de la tecnología moderna para descubrir la semejanza a nivel molecular. Una herramienta


a)


b)


c)

FIGURA 14-10 Las etapas embrionarias ponen al descubierto relaciones evolutivas
Etapas embrionarias tempranas de ***a)*** un lémur, ***b)*** un cerdo y ***c)*** un ser humano presentan características anatómicas sorprendentemente similares.

especialmente potente es la capacidad para determinar rápidamente la secuencia de nucleótidos en una molécula de DNA. En la actualidad los biólogos pueden comparar el DNA de diferentes organismos. Estas comparaciones han puesto al descubierto las semejanzas bioquímicas que aportan quizás la evidencia más sorprendente de la relación evolutiva entre diferentes organismos. Tanto las estructuras anatómicas homólogas como las moléculas homólogas ponen de manifiesto el parentesco.

Una característica particularmente útil de las comparaciones moleculares es que pueden revelar el parentesco de organismos que no poseen estructuras anatómicas en común. Por ejemplo, la proteína citocroma *c* está presente en las células de todas las plantas, los animales y en muchos organismos unicelulares y desempeña la misma función en todos ellos. Esta presencia difundida de una proteína específica es una excelente evidencia de que estos organismos tan diversos comparten un antepasado común que tenía citocroma *c* en sus células.

Un examen más profundo a nivel del DNA que codifica la citocroma *c* indica que las diferencias entre organismos son tan reveladoras como las semejanzas (véase los capítulos 9 y 10 para obtener información sobre el DNA y cómo codifica las proteínas). Por ejemplo, la secuencia de nucleótidos de DNA del gen de la citocroma *c* en los humanos es muy similar a la secuencia de la citocroma *c* en los ratones, pero unos cuantos nucleótidos (alrededor del 10% del total) difieren entre las dos especies (**FIGURA 14-11**). Estas diferencias, sin las cuales las secuencias serían idénticas, muestran que los humanos y los ratones comparten un antepasado común, pero que el gen de la citocroma *c* que cada uno heredó de un antepasado común ha cambiado un poco a lo largo del tiempo en que las dos especies han evolucionado por separado. En especies relacionadas de forma más distante, el número de diferencias es mayor. Por ejemplo, en una comparación de los genes de la citocroma de los humanos y el maíz, aproximadamente un tercio de los nucleótidos difieren.

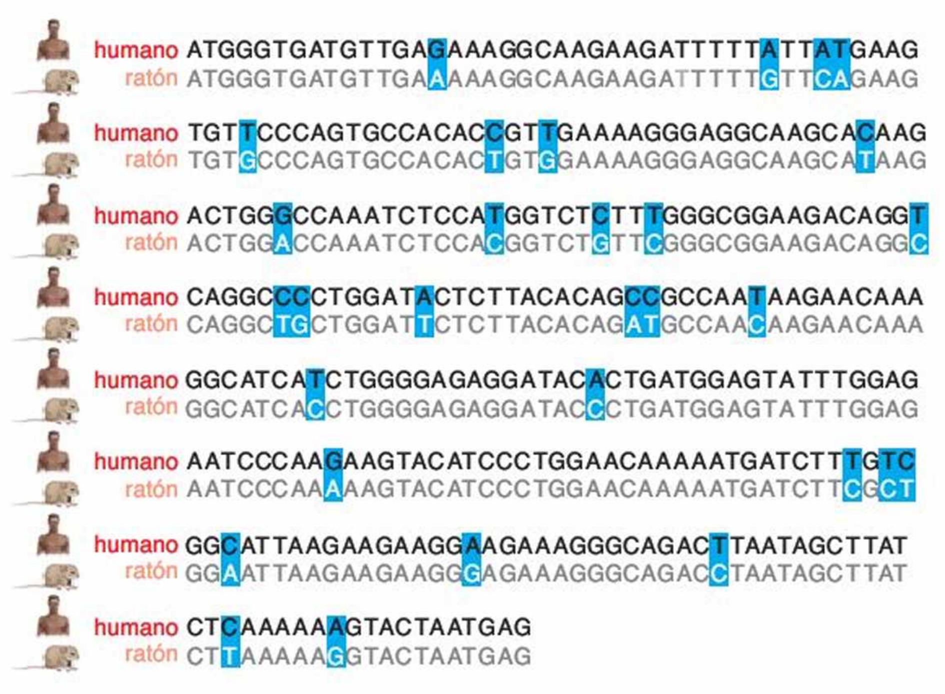


FIGURA 14-11 La semejanza molecular pone de manifiesto las relaciones evolutivas
Las secuencias de DNA de los genes que codifican la citocroma c en un humano y en un ratón. De los 315 nucleótidos en el gen, 30 (resaltados en azul) difieren entre las dos especies.

Algunas moléculas (y los genes que las codifican) están tan dispersas que se encuentran presentes en todos los seres vivientes, de las bacterias a las ballenas azules, y constituyen una evidencia del origen común de todas las formas de vida. Por ejemplo, una molécula particular del RNA que forma parte del ribosoma (la estructura celular en la que se ensamblan las proteínas) está presente en las células de todos los organismos. Al igual que sucede con la citocroma *c*, el grado de similitud entre las secuencias del DNA que codifican el RNA ribosómico de dos organismos nos indica qué tan recientemente vivió el antepasado común de esos organismos.

Además de las moléculas que tienen en común todos los seres vivos, ciertos procesos bioquímicos que se comparten universalmente demuestran la herencia común de todos los organismos:

- Todas las células emplean el DNA como portador de la información genética.
- Todas las células utilizan el RNA y aproximadamente el mismo código genético para traducir la información genética a proteínas.
- Todas las células emplean aproximadamente el mismo conjunto de 20 aminoácidos para formar proteínas.
- Todas las células utilizan el ATP como portador de la energía celular.

14.3 ¿CÓMO FUNCIONA LA SELECCIÓN NATURAL?

La evidencia de que la evolución es un hecho consumado no nos indica *cómo* evolucionó la vida. Darwin y Wallace propusieron que la enorme variedad de excelentes diseños de seres vivos obedece a un proceso de tener descendencia con modificaciones, en el que los miembros de cada generación difieren ligeramente de los miembros de la generación anterior. A lo largo de periodos prolongados, estos pequeños cambios se acumulan y dan origen a grandes transformaciones.

La teoría de Darwin y Wallace se basa en cuatro postulados

El razonamiento que condujo a Darwin y Wallace a concluir cómo se realiza el proceso de evolución es sorprendentemente sencillo y directo. Se basa en cuatro postulados acerca de las **poblaciones**, es decir, todos los individuos de una especie que ocupan una región específica.

Postulado 1: Los miembros individuales de una población difieren entre sí en muchos aspectos.

Postulado 2: Por lo menos algunas de las diferencias entre los miembros de una población se deben a características que se transmitieron de los progenitores a la descendencia.

Postulado 3: En cada generación de una población, algunos individuos sobreviven y se reproducen con éxito, pero otros no.

Postulado 4: El destino de los individuos no está determinado por el azar o la suerte. En vez de ello, la probabilidad de supervivencia y reproducción de un individuo depende de sus características. Los individuos con características que les confieren ventajas sobreviven más tiempo y dejan el mayor número de descendientes, un proceso que se conoce como **selección natural**.

Darwin y Wallace comprendieron que si estos cuatro postulados eran verdad, la población inevitablemente cambiaría a lo largo del tiempo. Si los miembros de una población tienen diferentes características (postulado 1), y aquellos que están mejor adaptados a su ambiente dejan el mayor número de crías (postulados 3 y 4), y esos individuos transmiten sus características favorables a la siguiente generación (postulado 2), entonces las características favorables serán más comunes en las generaciones posteriores. Las características de la población cambiarán ligeramente con cada generación. Este proceso es la evolución por selección natural.

¿Son verdaderos los cuatro postulados? Darwin así lo pensaba y dedicó buena parte de *El origen de las especies* a fundamentarlos. Examinemos brevemente cada postulado, con la ventaja que nos brinda el conocimiento que no estaba disponible en la época de Darwin y Wallace.

Postulado 1: Las poblaciones varían

La precisión del postulado 1 es evidente para quienquiera que se haya fijado en la gente dentro de una habitación llena. Las personas difieren en estatura, color de ojos, color de piel y muchas otras características físicas. De igual forma, la variabilidad se presenta en las poblaciones de otros organismos, aunque esto podría ser menos obvio para el observador casual (FIGURA 14-12). Ahora sabemos que las variaciones en las poblaciones naturales surgen enteramente por el azar, como resultado de las mutaciones fortuitas en el DNA (véase los capítulos 9 y 10). Por consiguiente, las diferencias entre individuos se extienden al nivel molecular. La razón de que las pruebas de DNA permiten identificar la sangre de un sospechoso en el lugar de un crimen es que la secuencia exacta del DNA de cada persona es única.

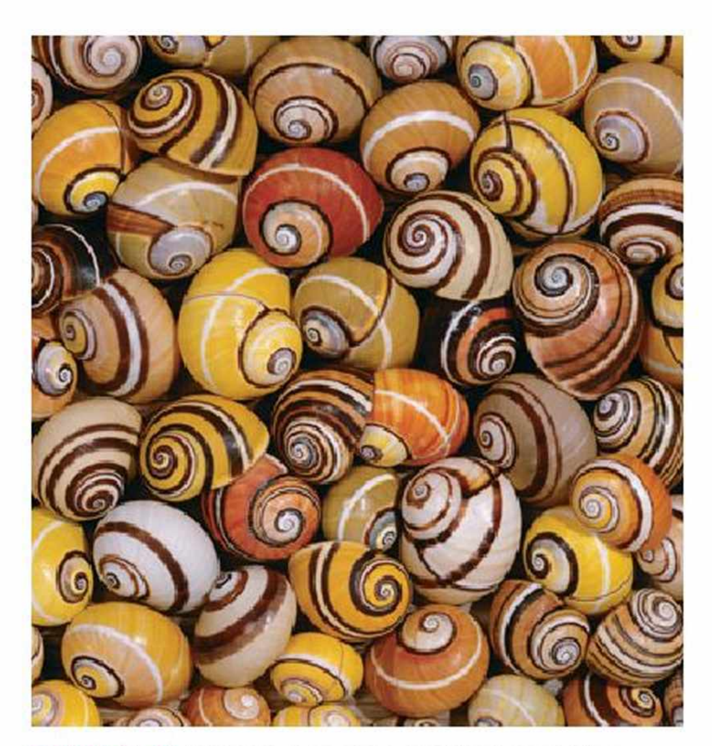


FIGURA 14-12 Diversidad en una población de caracoles Aunque todos estos caracoles son miembros de la misma población, no hay dos iguales.

Postulado 2: Los rasgos se heredan

Los principios de la genética aún no se habían descubierto cuando Darwin publicó *El origen de las especies*. Por consiguiente, aunque la observación de la gente, las mascotas y los animales de granja parecía indicar que la descendencia generalmente se parece a sus progenitores, Darwin y Wallace no contaban con evidencias científicas para fundamentar el postulado 2. Sin embargo, el trabajo posterior de Mendel demostró de manera concluyente que características particulares se transmiten a la descendencia. Desde la época de Mendel los investigadores en el campo de la genética han logrado hacer una descripción increíblemente detallada de cómo funciona la herencia.

Postulado 3: Algunos individuos no logran sobrevivir y reproducirse

La formulación de Darwin y Wallace del postulado 3 tuvo una fuerte influencia del *Ensayo sobre el principio de la población* (1798) de Thomas Malthus, que describía los peligros del crecimiento sin control de las poblaciones humanas. Darwin estaba muy consciente de que los organismos pueden producir mucha más descendencia de la que se requiere sólo para remplazar a los progenitores. Por ejemplo, calculó que una sola pareja de elefantes podría multiplicarse hasta constituir una población de 19 millones en 750 años si cada descendiente tuviera seis hijos.

Pero el mundo no está invadido de elefantes. El número de elefantes, al igual que el número de individuos en casi todas las poblaciones naturales, tiende a permanecer relativamente constante. Por lo tanto, deben nacer más organismos que los que sobreviven el tiempo suficiente para reproducirse. En cada generación muchos individuos mueren muy jóvenes. Incluso entre los que sobreviven, muchos no se reproducen, engendran unos cuantos hijos o producen una descendencia poco vigorosa que no logra sobrevivir ni reproducirse. Como cabría esperar, siempre que los biólogos hacen un conteo de la progenie en una población, encuentran que algunos individuos tienen más descendientes que otros.

Postulado 4: El éxito reproductivo no es aleatorio

Si la reproducción desigual es la norma en las poblaciones, ¿qué determina cuáles individuos dejan el mayor número de crías? Una gran cantidad de evidencia científica ha demostrado que el éxito reproductivo depende de las características de un individuo. Por ejemplo, los elefantes marinos machos más grandes en una población de California tienen más descendencia que los de menor tamaño. En una población de Colorado, las plantas llamadas boca de dragón con flores blancas se reproducen más que aquellas con flores amarillas. En la población de gorgojos de la harina en un laboratorio se observó que aquellos resistentes a los pesticidas tenían más descendencia que los que eran sensibles a éstos. Tales resultados y cientos de otros similares demuestran que, en la competencia por sobrevivir y reproducirse, los ganadores se determinan no por el azar, sino por las características que poseen.

La selección natural modifica las poblaciones al paso del tiempo

La observación y los experimentos sugieren que los cuatro postulados de Darwin y Wallace son sólidos. La lógica sugiere que la consecuencia resultante debe ser el cambio a lo largo del tiempo en las características de las poblaciones. En *El origen de las especies*, Darwin propuso el siguiente ejemplo:

> Tomemos el caso de un lobo, que se alimenta de diversos animales, atrapándo[los] mediante . . . velocidad . . . . Los lobos más veloces y esbeltos tendrían las mejores posibilidades de sobrevivir, y de esta forma de conservarse o ser seleccionados . . . . Ahora bien, si un leve cambio innato de hábito o estructura beneficiara a un lobo individual, éste tendría la mayor probabilidad de sobrevivir y dejar descendientes. Algunas de sus crías heredarían probablemente los mismos hábitos o estructuras y, mediante la repetición de este proceso, se podría formar una nueva variedad.

El mismo argumento sería aplicable a las presas del lobo, entre las cuales las más rápidas o las que están más alerta tendrían mayores posibilidades de evadir a sus depredadores y transmitirían estas características a su progenie.

Hay que hacer notar que la selección natural actúa sobre los individuos de una población. Al paso de las generaciones, la población cambia conforme aumenta el porcentaje de individuos que adquieren características favorables. Un individuo no evoluciona, pero una población sí lo hace.

Aunque resulta más fácil comprender cómo la selección natural genera cambios *dentro* de una misma especie, en las circunstancias adecuadas, los mismos principios podrían dar origen a especies completamente *nuevas*. En el capítulo 16 analizaremos las circunstancias que dan origen a especies nuevas.

14.4 ¿QUÉ PRUEBAS SE TIENEN DE QUE LAS POBLACIONES EVOLUCIONAN POR SELECCIÓN NATURAL?

La descripción de Darwin y Wallace del proceso de selección natural es lógico y convincente. Pero, ¿cuál es la prueba de que la evolución ocurre mediante este proceso?

La reproducción controlada modifica los organismos

Una línea de prueba que respalda la evolución por selección natural es la **selección artificial**, la reproducción de plantas y animales domésticos con el propósito de obtener características específicas deseables. Las diversas razas de perros ofrecen un ejemplo notable de selección artificial (**FIGURA 14-13**). Los perros descienden de los lobos y aun en la actualidad ambas especies se cruzan sin dificultad. Sin embargo, con raras excepciones, pocos perros actuales se parecen a los lobos. Algunas razas son tan diferentes unas de otras que se les consideraría como especies distintas si se encontraran en estado salvaje. Los humanos produjeron estos perros radicalmente diferentes en unos cuantos miles de años sólo con seleccionar repetidamente individuos con características deseables para cruzarlos. Por consiguiente, resulta muy creíble el hecho de que la selección natural haya logrado producir, mediante un proceso análogo que actúa durante cientos de millones de años, todo el espectro de organismos vivos. Darwin estaba tan impresionado por la conexión entre la selección artificial y la selección natural que dedicó a este tema un capítulo entero de *El origen de las especies*.


a)


b)

FIGURA 14-13 La diversidad de los perros ilustra la selección artificial
Comparación de ***a)*** el perro ancestral (lobo gris, *Canis lupus*) con ***b)*** diversas razas de perros en la actualidad. La selección artificial practicada por los seres humanos ha dado origen a grandes divergencias en el tamaño y forma de los perros en sólo unos cuantos miles de años.

La evolución por selección natural ocurre en la actualidad

La lógica de la selección natural no aporta razones que nos hagan pensar que el cambio evolutivo se limita al pasado. Al fin y al cabo, es indudable que la variación hereditaria y la competencia por el acceso a los recursos no son hechos que quedaron confinados en el pasado. Si Darwin y Wallace tuvieron razón en cuanto a que esas condiciones llevan inevitablemente a la evolución por selección natural, entonces los observadores y experimentadores científicos tendrían que ser capaces de descubrir el cambio evolutivo en el momento en que ocurre. Y así ha sido. A continuación consideramos algunos ejemplos que nos permiten ver cómo funciona la selección natural.

Cuando varios depredadores están presentes, la coloración puede volverse más brillante

En la isla de Trinidad, los gupis viven en arroyos donde también habitan varias especies de peces depredadores más grandes, que suelen alimentarse de gupis (FIGURA 14-14). Sin embargo, en las partes más altas de estos arroyos, el agua es poco profunda para los depredadores y ahí los gupis se encuentran a salvo. Cuando los científicos compararon un grupo de gupis machos que habían colonizado una zona situada corriente arriba con los que permanecieron corriente abajo, encontraron que los primeros habían adquirido una coloración mucho más brillante. Los científicos sabían que la población que vivía corriente arriba se formó a partir de los gupis que encontraron su camino hacia aguas menos profundas muchas generaciones atrás.

La diferencia en la coloración entre las dos poblaciones se explica por las preferencias sexuales de los gupis hembras, que desean aparearse con los machos de colores más brillantes; así que los machos más vistosos gozan de una gran ventaja en materia de reproducción. En las zonas donde no hay depredadores, los gupis machos con los colores brillantes que prefieren las hembras tienen más descendencia que los machos menos vistosos. Sin embargo, la coloración brillante también hace a los gupis más llamativos para los depredadores y, por consiguiente, aumenta para ellos el riesgo de ser devorados. En consecuencia, en aquellos lugares donde es común la presencia de depredadores, éstos actúan como agentes de la selección natural al eliminar a los machos de coloración brillante antes de que puedan reproducirse. En estas áreas, los machos menos llamativos tienen la ventaja y engendran más descendientes. La diferencia de color entre las poblaciones de gupis corriente arriba y corriente abajo es un resultado directo de la selección natural.



FIGURA 14-14 Los gupis evolucionan para volverse más coloridos en ambientes libres de depredadores
Los gupis machos (arriba) tienen colores más brillantes que las hembras (abajo). Algunos gupis machos son más coloridos que otros. En algunos ambientes los machos más brillantes son seleccionados naturalmente; en otros, los machos menos vistosos son seleccionados.

La selección natural puede conducir a la resistencia a los pesticidas

La selección natural también es evidente en los numerosos casos de plagas de insectos que se vuelven resistentes a los plaguicidas con los que intentamos combatirlos. Por ejemplo, hace unas cuantas décadas, los habitantes de Florida quedaron consternados al darse cuenta de que las cucarachas se mostraban indiferentes ante un cebo envenenado llamado Combat®, que antes era muy efectivo. Los investigadores descubrieron que el cebo había actuado como agente de selección natural. Las cucarachas a las que les gustaba el cebo morían en todos los casos; las que sobrevivían habían heredado una rara mutación que hacía que les disgustara la glucosa, un tipo de azúcar que está presente en el jarabe de maíz que se utilizaba como cebo en el Combat. Para cuando los investigadores identificaron el problema a principios de la década de 1990, la mutación que antes era rara se había difundido ampliamente entre la población urbana de cucarachas de Florida.

Por desgracia, la evolución de la resistencia a los pesticidas en los insectos es un ejemplo común de selección natural en acción. Se ha documentado tal resistencia en más de 500 especies de insectos que dañan los sembradíos, y prácticamente todo pesticida ha impulsado la evolución de la resistencia en al menos una especie de insectos. Pagamos un precio muy alto por este fenómeno evolutivo. Los pesticidas adicionales que los granjeros aplican en su intento por exterminar los insectos resistentes cuestan casi $2 mil millones cada año sólo en Estados Unidos, además de que añaden millones de toneladas de sustancias tóxicas al suelo y agua de nuestro planeta.

Los experimentos demuestran la selección natural

Además de observar la selección natural tal y como se da en la naturaleza, los científicos han ideado numerosos experimentos que confirman sus efectos. Por ejemplo, un grupo de biólogos evolutivos dejaron en libertad pequeños grupos de lagartos *Anolis sagrei* en 14 pequeñas islas de las Bahamas en las que hasta entonces no habitaban lagartos (**FIGURA 14-15**). Los lagartos originales provenían de una población del Cayo Staniel, una isla con vegetación alta que incluía abundantes árboles. En cambio, las islas en las que se introdujeron los pequeños grupos de colonizadores tenían pocos árboles o ninguno, y estaban cubiertas principalmente de pequeños arbustos y otras plantas de escasa altura.

Los biólogos regresaron a esas islas 14 años después de haber dejado en libertad a los colonizadores y encontraron que los pequeños grupos originales de lagartos habían dado origen a florecientes poblaciones de cientos de individuos. En las 14 islas experimentales, los lagartos tenían patas más cortas y delgadas que los lagartos de la población original del Cayo Staniel. Al parecer, en poco más de una década, las poblaciones de lagartos habían cambiado en respuesta a su nuevo ambiente.

¿Por qué habían evolucionado las nuevas poblaciones de lagartos para tener patas más cortas y delgadas? Las patas largas permiten correr más rápido para escapar de los depredadores; en cambio, las patas más cortas permiten mayor agilidad y maniobrabilidad sobre superficies angostas. Así pues, la selección natural favorece unas patas tan largas y gruesas como sea posible, siempre y cuando se conserve la maniobrabilidad suficiente. Cuando los lagartos se mudaron de un medio con árboles de ramas gruesas a uno en el que sólo había arbustos de ramas delgadas, los individuos con patas largas, antes favorables, se encontraron en desventaja. En el nuevo ambiente, los individuos de patas más cortas eran más ágiles y, en consecuencia, eran más capaces de escapar de los depredadores y sobrevivir hasta producir un mayor número de crías. Por consiguiente, los miembros de las generaciones posteriores tuvieron patas más cortas en promedio.



FIGURA 14-15 El tamaño de las patas del lagarto Anolis sagrei evoluciona en respuesta a los cambios en el ambiente

La selección actúa sobre la variación al azar para favorecer los fenotipos que funcionan mejor en ambientes específicos

Hay dos puntos importantes que subyacen en los cambios evolutivos que acabamos de describir:

- *Las variaciones en las que se apoya la selección natural son producto de mutaciones fortuitas*. La brillante coloración de los gupis de Trinidad, la aversión de las cucarachas de Florida hacia la glucosa y las patas más cortas de los lagartos de las Bahamas no fueron *producto* de las preferencias de apareamiento de las hembras, del jarabe de maíz envenenado o de las ramas más delgadas, respectivamente. Las mutaciones que produjeron cada una de estas características ventajosas surgieron espontáneamente.
- *La selección natural elige los organismos mejor adaptados a un medio determinado*. La selección natural no es un mecanismo para generar grados cada vez mayores de perfección. La selección natural no selecciona al "mejor" en un sentido absoluto, sino sólo en el contexto de un medio específico, que varía de un lugar a otro y puede cambiar con el paso del tiempo. Una característica que resulta ventajosa en un cierto escenario de condiciones puede llegar a ser desfavorable si las condiciones cambian. Por ejemplo, en presencia de jarabe de maíz envenenado, la aversión hacia la glucosa representa una ventaja para la cucaracha, pero en condiciones naturales el rechazo de la glucosa haría que el insecto pasara por alto valiosas fuentes de alimento.

14.5 EPÍLOGO DE CHARLES DARWIN

Estas son las frases finales de *El origen de las especies* de Darwin:

"Es interesante contemplar una ribera enmarañada, revestida de numerosas plantas de muchas clases, con aves que cantan en los arbustos, con diversos insectos que vuelan aquí y allá, y con gusanos que se arrastran en la tierra húmeda, y pensar que estas formas de tan elaborada construcción... son todas ellas producto de leyes que actúan a nuestro alrededor. Estas leyes, tomadas en su sentido más alto, son el Crecimiento con Reproducción; Herencia [y] Variabilidad; una Tasa de Aumento tan alta que da origen a una Lucha por la Vida y, en consecuencia, a la Selección Natural, que implica Divergencia de Carácter y Extinción de las formas que han mejorado menos... Hay magnificencia en esta perspectiva de la vida, con sus diversos poderes, insuflada originalmente en unas pocas formas o en una sola; y en que, mientras este planeta ha seguido girando de acuerdo con la inmutable ley de la gravedad, a partir de un inicio tan simple, han evolucionado, y continúan evolucionando, las formas más bellas y maravillosas".

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

QUÉ TAN ÚTILES SON LAS MUELAS DEL JUICIO



Las muelas del juicio son un ejemplo entre docenas de estructuras anatómicas de los seres humanos que, al parecer, no desempeñan una función. El mismo Darwin hizo notar la existencia de estas características "sin utilidad o casi sin utilidad" en el primer capítulo de su *Origen de las especies* y afirmó que constituían una importante evidencia de que los seres humanos evolucionaron a partir de especies anteriores.

Una estructura vestigial es el apéndice, un delgado tubo unido al intestino grueso. Aunque el apéndice produce algunos glóbulos blancos de la sangre, es evidente que una persona no lo necesita. Cada año, sólo en Estados Unidos, unas 300,000 personas se someten a la extracción quirúrgica del apéndice, y después de la operación se desenvuelven sin problemas. El apéndice probablemente es homólogo del ciego, una extensión del intestino grueso que sirve para almacenar alimento en muchos mamíferos herbívoros.

El vello corporal es otra característica que carece de función en los humanos. Parece ser una reliquia evolutiva del pelaje que mantenía caliente el cuerpo de nuestros distantes antepasados (y que aún brinda calor a nuestros parientes evolutivos más cercanos, los grandes simios). No sólo conservamos el vello corporal carente de función, sino que también tenemos vellosidades eréctiles, las fibras musculares que permiten a otros mamíferos esponjar su pelaje para aislarse mejor. En los humanos estas estructuras vestigiales sólo provocan el efecto de la "piel de gallina".

Aunque los humanos no tenemos ni necesitamos cola, sí tenemos el hueso correspondiente o cóccix, que consta de unas cuantas vértebras diminutas unidas en una pequeña estructura en la base de la columna vertebral, donde se iniciaría la cola si tuviéramos una. Algunos músculos pequeños están unidos al cóccix, pero las personas que nacen sin él o a quienes se les extrae quirúrgicamente no sufren ninguna consecuencia negativa.

Piensa en esto Los defensores del creacionismo argumentan que si una estructura no realiza una función, no puede considerársele inútil, incluso si al eliminarla no se produce un efecto. Por consiguiente, desde esta perspectiva, las muelas del juicio no son evidencia de la evolución porque, si no se extraen, pueden utilizarse para masticar. ¿Consideras que este argumento es convincente?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

14.1 ¿Cómo se desarrollaron las ideas sobre la evolución?

Históricamente, la explicación más común del origen de las especies ha sido la creación divina de cada especie en su forma actual y se creía que las especies no habían cambiado significativamente desde su creación. Pero los fósiles, así como la exploración geológica y biológica en los trópicos, pusieron en tela de juicio esta opinión. Desde mediados del siglo XIX, los científicos llegaron a la conclusión de que las especies se originaron y evolucionaron mediante procesos naturales capaces de modificar la constitución genética de las poblaciones de organismos.

14.2 ¿Cómo sabemos que ha habido evolución?

Son muchas las líneas de prueba que indican que ha habido evolución, incluidas las siguientes:

- Los fósiles de especies antiguas tienden a ser más simples en cuanto a forma que las especies modernas. Se han descubierto series de fósiles que muestran una sucesión escalonada de cambios de forma. Estos dos hechos serían de esperar si las especies modernas evolucionaron a partir de especies más antiguas.
- Las especies que se consideran emparentadas con un antepasado común a través de la evolución presentan muchas estructuras anatómicas similares. Algunos ejemplos son las extremidades anteriores de anfibios, reptiles, aves y mamíferos.
- Las etapas del desarrollo embrionario muestran una gran similitud entre tipos diferentes de vertebrados.
- Las semejanzas en cuanto a características bioquímicas, entre ellas el uso del DNA como portador de la información genética, apoyan la noción de que las especies emparentadas descienden por evolución de antepasados comunes.

14.3 ¿Cómo funciona la selección natural?

Charles Darwin y Alfred Russel Wallace propusieron de forma independiente la teoría de la evolución por selección natural. Su teoría expresa las consecuencias lógicas de cuatro postulados acerca de las poblaciones. Si las poblaciones son variables y los rasgos variables se heredan, y si existe reproducción diferencial (es decir, desigual) con base en las peculiaridades de los individuos, las características de los individuos exitosos serán "seleccionadas naturalmente" y se volverán más comunes con el paso del tiempo.

Web tutorial 14.1 La selección natural para la resistencia a los antibióticos

Web tutorial 14.2 La selección natural en las flores alpinas

14.4 ¿Qué pruebas se tienen de que las poblaciones evolucionan por selección natural?

La selección natural es el mecanismo que dirige los cambios en las características de las especies a lo largo del tiempo, como indican muchas líneas de prueba, incluidas las siguientes:

- Se han producido cambios rápidos y hereditarios en plantas y animales domésticos al reproducirse selectivamente los organismos que poseen las características deseadas (selección artificial). Las inmensas variaciones que se han producido en las especies en unos cuantos miles de años de selección artificial por los seres humanos hacen pensar que cambios aun mayores pudieron realizarse por efecto de cientos de millones de años de selección natural.
- La evolución se observa en la actualidad. Las actividades tanto naturales como humanas modifican drásticamente el ambiente al cabo de lapsos breves. Se han observado cambios significativos en las características de las especies en respuesta a estos cambios ambientales.

TÉRMINOS CLAVE

catastrofismo *pág. 290*
estructura vestigial *pág. 294*
estructuras análogas *pág. 296*
estructuras homólogas *pág. 294*
evolución *pág. 288*
evolución convergente *pág. 296*
fósil *pág. 289*
herencia de características adquiridas *pág. 291*
población *pág. 298*
selección artificial *pág. 299*
selección natural *pág. 298*
uniformitarismo *pág. 290*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. La selección actúa sobre los individuos, pero sólo las poblaciones evolucionan. Explica por qué es así.
2. Explica la diferencia entre catastrofismo y uniformitarismo. ¿Cómo contribuyeron estas hipótesis al desarrollo de la teoría de la evolución?
3. Describe la teoría de Lamarck de la herencia de características adquiridas. ¿Por qué no es válida?
4. ¿Qué es la selección natural? Describe cómo la selección natural pudo haber originado una reproducción diferencial entre los antepasados de un pez depredador de nado veloz, como la barracuda, por ejemplo.
5. Describe cómo se lleva a cabo la evolución, en virtud de las interacciones entre el potencial reproductivo de una especie, el tamaño normalmente constante de las poblaciones naturales, la variación entre los individuos de una especie, la selección natural y la herencia.
6. ¿Qué es la evolución convergente? Cita un ejemplo.
7. ¿Qué pruebas de que ha habido evolución aportan la bioquímica y la genética molecular?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. ¿La evolución por selección natural produce "mejores" organismos en un sentido absoluto? ¿Estamos ascendiendo por la "escala de la naturaleza"? Argumenta tu respuesta.
2. Tanto el estudio de los fósiles como la idea de una creación divina han tenido repercusiones en el pensamiento evolucionista. Comenta por qué el primero se considera una tarea científica y la segunda no.
3. En términos de evolución, el "éxito" se define de muy diversas maneras. ¿Cuáles son los organismos de mayor éxito de los que tienes conocimiento en términos de *a*) persistencia al paso del tiempo, *b*) el número total de individuos actualmente vivos, *c*) el número de especies y *d*) el ámbito geográfico?
4. ¿En qué sentido los seres humanos actúan actualmente como "agentes" de selección sobre otras especies? Menciona algunos organismos para los que son *favorables* los cambios ambientales provocados por los seres humanos.
5. El descubrimiento de Darwin y Wallace del proceso de selección natural es una de las grandes revoluciones del pensamiento científico. Algunas revoluciones científicas se extienden fuera de su ámbito e influyen en el desarrollo de la filosofía y de la religión. ¿Esto se aplica a la evolución? ¿Influye (o debería influir) la idea de la evolución por selección natural en la idea que los seres humanos tienen del lugar que ocupan en el mundo?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Appleman, P. (ed.) *Darwin, a Norton Critical Edition*. Nueva York: Norton, 2001. Una excelente colección de escritos antiguos y modernos acerca de la evolución, incluidos extractos de *El origen de las especies*.

Darwin, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Garden City, NY: Doubleday, 1960 (publicado originalmente en 1859). Una impresionante colección de evidencias reunidas para convencer a un mundo escéptico.

Dennet, D. *Darwin's Dangerous Idea*. Nueva York: Simon & Schuster, 1995. La visión de un filósofo acerca de las ideas de Darwin y de su aplicación al mundo fuera de la biología. Un libro que invita a la reflexión que parece haber despertado tanto admiración como repudio en iguales proporciones.

Eiseley, L. C. "Charles Darwin". *Scientific American*, febrero de 1956. Un ensayo de la vida de Darwin escrito por uno de sus más destacados biógrafos. Incluso si no se necesita una introducción a la vida de Darwin, leer este texto es una buena introducción a la obra de Eiseley, autor de muchos maravillosos ensayos.

Gould, S. J. *Ever Since Darwin*, 1977; *The Panda's Thumb*, 1980; y *The Flamingo's Smile*, 1985. Nueva York: Norton. Una serie de ensayos ingeniosos, imaginativos e informativos acerca de la evolución, casi todos publicados en la revista *Natural History*.

Zimmer, C. *Evolution: The Triumph of an Idea*. Nueva York: HarperCollins, 2001. Un informe muy bien escrito y bellamente ilustrado de la biología evolutiva.

CAPÍTULO

15 Cómo evolucionan los organismos



Pensamos que los hospitales son lugares para buscar protección contra las enfermedades, pero también son sitios que favorecen la evolución de gérmenes resistentes a los medicamentos.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Evolución de una amenaza

15.1 ¿Cómo se relacionan las poblaciones, los genes y la evolución?

Los genes y el ambiente interactúan para determinar las características

La poza génica es la suma de los genes de una población

La evolución es el cambio de la frecuencia de alelos dentro de una población

La población en equilibrio es una población hipotética donde no ocurre la evolución

De cerca: El principio de Hardy-Weinberg

15.2 ¿Qué causa la evolución?

Las mutaciones son la fuente original de la variabilidad genética

El flujo de genes entre poblaciones cambia las frecuencias de alelos

Las frecuencias de alelos pueden cambiar en poblaciones pequeñas

El apareamiento dentro de una población casi nunca es fortuito

No todos los genotipos son igualmente benéficos

15.3 ¿Cómo funciona la selección natural?

La selección natural es en realidad una reproducción diferencial

La selección natural actúa sobre los fenotipos

Algunos fenotipos se reproducen con mayor éxito que otros

Guardián de la Tierra: Especies en peligro de extinción: De la poza génica a los "charcos de genes"

La selección influye en las poblaciones de tres formas

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Evolución de una amenaza



ESTUDIO DE CASO EVOLUCIÓN DE UNA AMENAZA

AL VER QUE Jim abandonaba la clínica, la doctora Lawson dio un ligero suspiro y meneó ligeramente su cabeza con algo de tristeza. Jim, un hombre maduro y sin hogar, fue sometido a un tratamiento para su tuberculosis, aunque probablemente no sanaría. Las pruebas de laboratorio revelaron que la bacteria que infectaba a Jim era resistente a los cuatro antibióticos diferentes que se emplean normalmente para tratar esa enfermedad. La tuberculosis que resiste a una terapia con múltiples antibióticos es muy difícil de tratar, y sólo puede curarse mediante un tratamiento muy prolongado y combinando varios medicamentos. Y aun después de dicho tratamiento, algunos casos se consideran incurables. La doctora Lawson sabía que el tratamiento que se daba a Jim no tendría mucho éxito. Jim vivía en la calle y diariamente luchaba por sobrevivir; además, no era posible que continuara recibiendo su tratamiento: cinco tabletas al día durante dos años. Para empeorar la situación, a Jim no le importaba dormir en los atiborrados refugios para personas desamparadas, guarecerse contra el frío en las estaciones del metro colmadas de gente o estar encerrado algún tiempo en alguna cárcel citadina. En esos lugares, probablemente contagiaría su tuberculosis a otras personas, de manera que rápidamente se diseminaría la cepa tan resistente a la terapia con múltiples medicamentos.

La tuberculosis que resiste la terapia con múltiples fármacos es alarmante, y se considera una amenaza para la salud pública por su creciente diseminación en muchas partes del mundo, incluyendo Estados Unidos. La resistencia a los medicamentos también se está volviendo algo común en otros tipos de bacterias peligrosas, incluyendo las que causan envenenamiento de los alimentos y de la sangre, disentería, neumonía, gonorrea, meningitis e infecciones de las vías urinarias. Estamos sufriendo un ataque furioso mundial de "súper gérmenes" resistentes, y nos estamos enfrentando al espectro de enfermedades que no tienen cura, aun empleando los medicamentos más avanzados. Para entender cómo surgió esta crisis y diseñar una estrategia para resolverla, debemos tener una idea clara de los mecanismos por los cuales evolucionan las poblaciones.

15.1 ¿CÓMO SE RELACIONAN LAS POBLACIONES, LOS GENES Y LA EVOLUCIÓN?

Si vives en una región con un clima estacional y tienes un perro o un gato, quizás hayas observado que su pelaje se vuelve más grueso y pesado conforme se acerca el invierno. ¿Evolucionó el animal? No. Los cambios que vemos en el organismo de un individuo en el curso de su vida no son cambios evolutivos. Por el contrario, los cambios evolutivos ocurren de una generación a otra, causando que los descendientes sean diferentes de sus antepasados.

Además, no podemos detectar el cambio evolutivo a través de generaciones con observar sólo un conjunto de progenitores y descendientes. Por ejemplo, si observas que un hombre de 1.80 m de estatura tiene un hijo adulto de sólo 1.50 m de estatura, ¿concluirías que los seres humanos están evolucionando para volverse más pequeños? Por supuesto que no. Más bien, si quisieras aprender más acerca del cambio evolutivo de la estatura humana, comenzarías por medir a muchos seres humanos de muchas generaciones para saber si la estatura promedio está cambiando con el transcurso del tiempo. Es evidente que la evolución no es una propiedad de los individuos, sino de las poblaciones (una **población** es un grupo que incluye a todos los miembros de una especie que vive en una región específica).

El hecho de reconocer que la evolución es un fenómeno a nivel de poblaciones fue uno de los principios fundamentales de Charles Darwin. No obstante, las poblaciones están compuestas por individuos, y las acciones y los destinos de éstos determinan qué características se pasarán a sus poblaciones descendientes. En este sentido, la herencia proporciona el vínculo entre las vidas de los organismos individuales y la evolución de las poblaciones. Por consiguiente, comenzaremos nuestra explicación de los procesos evolutivos repasando algunos principios de la genética en cuanto a su aplicación a los individuos. Luego, extenderemos tales principios a la genética de las poblaciones.

Los genes y el ambiente interactúan para determinar las características

Cada célula de cada organismo lleva información genética codificada en el DNA de sus cromosomas. Recuerda del capítulo 9 que el *gen* es un segmento del DNA ubicado en un sitio particular del cromosoma.

La secuencia de nucleótidos en un gen codifica la secuencia de los aminoácidos en una proteína, comúnmente una enzima que cataliza una reacción específica en la célula. En un sitio determinado de un gen, miembros diferentes de una especie pueden tener secuencias de nucleótidos ligeramente diferentes, llamadas *alelos*. Los alelos diferentes generan formas distintas de la misma enzima. Así, en los seres humanos, varios alelos del gen que influye en el color de ojos, por ejemplo, ayudan a producir ojos de color café, azul, verde, etcétera.

En cualquier población de organismos, generalmente hay dos o más alelos de cada gen. Un individuo de una especie diploide, cuyos alelos de un gen particular sean ambos iguales, se llama *homocigoto* de ese gen, y un individuo con alelos diferentes de ese gen es *heterocigoto*. Los alelos específicos en los cromosomas de un organismo (su *genotipo*) interactúan con el ambiente para influir en el desarrollo de sus características físicas y conductuales (su *fenotipo*).

Ilustremos estos principios con un ejemplo. El pelaje negro de un hámster es de ese color debido a una reacción química de sus folículos capilares que produce un pigmento negro. Cuando decimos que un hámster tiene el alelo para un pelaje negro, queremos indicar que un segmento específico del DNA de uno de sus cromosomas contiene una secuencia de nucleótidos que codifica la enzima que cataliza esta reacción. Un hámster con el alelo para un pelaje café tiene una secuencia de nucleótidos diferente en la posición del cromosoma correspondiente. Esa secuencia diferente codifica una enzima que no produce pigmento negro. Si un hámster es homocigoto del alelo negro o es heterocigoto (un alelo negro y un alelo café), su pelaje contendrá el pigmento y será negro. Pero si el hámster es homocigoto del alelo café, sus folículos capilares no producirán pigmento negro y su pelaje será café (**FIGURA 15-1**). Como el pelaje del hámster es negro aun cuando está presente sólo una copia del alelo negro, éste se considera *dominante* y el alelo café *recesivo*.

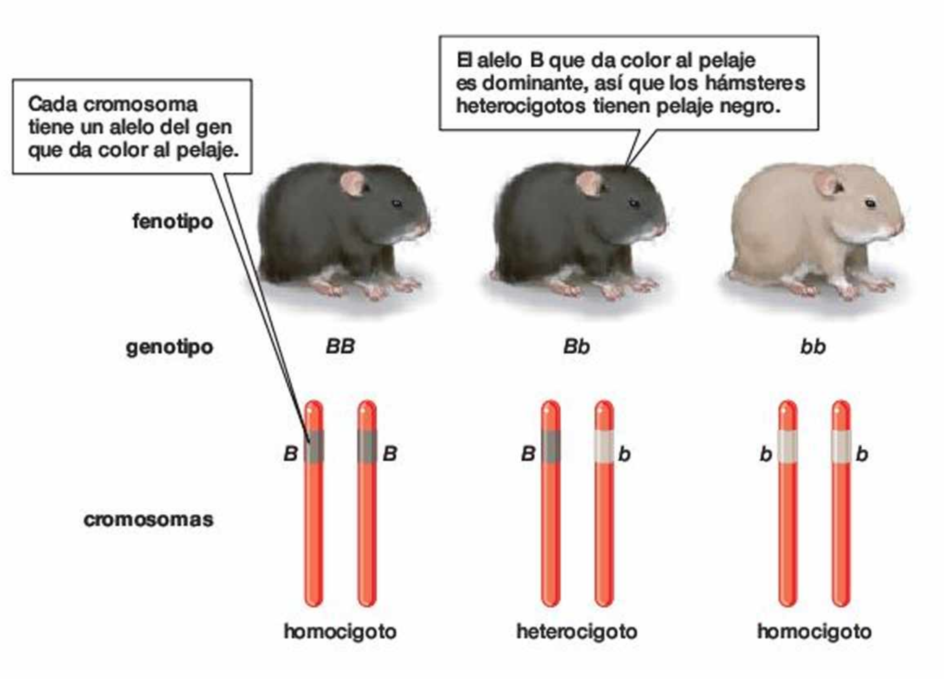


FIGURA 15-1 Alelos, genotipo y fenotipo de los individuos
La combinación de alelos de un individuo en particular es su genotipo. La palabra "genotipo" se refiere a los alelos de un gen único (como se muestra), a un conjunto de genes o a todos los genes de un organismo. El fenotipo de un individuo se determina por su genotipo y su ambiente. El fenotipo se refiere a un rasgo único, a un conjunto de rasgos o a todos los rasgos de un organismo.

La poza génica es la suma de los genes de una población

Con frecuencia nuestro entendimiento sobre un tema depende de que lo veamos desde más de una perspectiva. Observando el proceso desde el punto de vista del gen, se ha comprobado que el estudio de la evolución es una herramienta ampliamente eficaz. En particular, los biólogos evolucionistas utilizan de forma excelente las herramientas de una rama de la genética llamada genética de poblaciones, la cual estudia la frecuencia, distribución y herencia de alelos en las poblaciones. Para aprovechar esta poderosa ayuda y entender la evolución, necesitarás aprender unos cuantos conceptos fundamentales de la genética de poblaciones.

La genética de poblaciones define la **poza génica** como la suma de todos los genes en una población. En otras palabras, la poza génica consiste en todos los alelos de todos los genes de todos los individuos de una población. También se considera que cada gen particular tiene su propia poza génica, que consiste en todos los alelos de ese gen específico en una población (FIGURA 15-2). Si sumáramos todas las copias de cada alelo de ese gen de todos los individuos en una población, podríamos determinar la proporción relativa de cada alelo, que es una cantidad llamada **frecuencia de alelos**. Por ejemplo, la población de 25 hámsteres, que se muestran en la figura 15-2, contiene 50 alelos del gen que controla el color del pelaje (porque los hámsteres son diploides y cada hámster tiene dos copias de cada gen). Veinte de esos 50 alelos son del tipo que codifica el pelaje negro, así que la frecuencia de ese alelo en la población es de 0.40 (o 40 por ciento), porque 20/50 = 0.40.

La evolución es el cambio de la frecuencia de alelos dentro de una población

Un observador casual podría definir la evolución basándose en los cambios en la apariencia externa o en las conductas de los miembros de una población. Sin embargo, un experto en genética de poblaciones observa una población y nota una poza génica que acaba de dividirse en paquetes, a los que llamamos organismos individuales. Así que cualquier cambio exterior que observemos en los individuos que forman la población puede verse también como la expresión visible de cambios subyacentes de la poza génica. Por lo tanto, dicho experto en genética define la evolución como los cambios en las frecuencias de alelos que ocurren en una poza génica con el transcurso del tiempo. La evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones a través de las generaciones.

La población en equilibrio es una población hipotética donde no ocurre la evolución

Es más fácil comprender qué es lo que causa que evolucionen las poblaciones, si comenzamos examinando las características de una población que *no* evoluciona. En 1908 el matemático inglés Godfrey H. Hardy y el médico alemán Wilhelm Weinberg desarrollaron, de manera independiente, un sencillo modelo matemático conocido ahora

La poza génica del gen que da color al pelaje contiene 20 copias del alelo *B* y 30 copias del alelo *b*.

Población: 25 individuos

Poza génica: 50 alelos

BB BB BB BB → *B B B B B B B B*

Bb Bb Bb Bb → *B B B B b b b b*

Bb Bb Bb Bb → *B B B B b b b b*

Bb Bb Bb Bb → *B B B B b b b b*

bb bb bb bb → *b b b b b b b b*

bb bb bb bb → *b b b b b b b b*

bb → *b b*

FIGURA 15-2 Una poza génica
En los organismos diploides, cada individuo de una población contribuye con dos alelos de cada gen para la poza génica.

DE CERCA El principio de Hardy-Weinberg

El principio de Hardy-Weinberg establece que las frecuencias de alelos permanecerán constantes con el paso tiempo en la poza génica de una población grande, donde hay una apareamiento aleatorio pero no hay mutaciones, ni flujo de genes, ni selección natural. Además, Hardy y Weinberg demostraron que si las frecuencias de alelos no cambian en una población en equilibrio, la proporción de individuos con un genotipo específico también permanecerá constante.

Para comprender mejor la relación entre las frecuencias de alelos y la aparición de genotipos, hay que imaginarse una población en equilibrio, cuyos miembros portan un gen que tiene dos alelos, A_1 y A_2. Observa que cada individuo de esta población debe portar uno o tres genotipos diploides posibles (combinaciones de alelos): A_1A_1, A_1A_2 o A_2A_2.

Supón que en la poza génica de nuestra población la frecuencia de alelos A_1 es p y la frecuencia de alelos A_2 es q. Hardy y Weinberg demostraron que si las frecuencias de alelos se dan como p y q, entonces las proporciones de los diferentes genotipos de la población se calculan como:

Proporción de individuos con genotipo $A_1A_1 = p^2$
Proporción de individuos con genotipo $A_1A_2 = 2pq$
Proporción de individuos con genotipo $A_2A_2 = q^2$

Por ejemplo, en la poza génica de nuestra población, el 70 por ciento de los alelos de un gen son A_1 y el 30 por ciento son A_2 (es decir, $p = 0.7$ y $q = 0.3$), entonces las proporciones de genotipos serían:

Proporción de individuos con genotipo A_1A_1 = 49 por ciento (porque $p^2 = 0.7 \times 0.7 = 0.49$)
Proporción de individuos con genotipo A_1A_2 = 42 por ciento (porque $2\ pq = 2 \times 0.7 \times 0.3 = 0.42$)
Proporción de individuos con genotipo A_2A_2 = 9 por ciento (porque $q^2 - 0.3 \times 0.3 = 0.09$)

Como cada miembro de la población debe poseer uno de los tres genotipos, las tres proporciones deben sumar siempre uno. Por tal razón, la expresión que relaciona la frecuencia de alelos con las proporciones de genotipos se escribe como

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

y los tres términos del lado izquierdo de la ecuación representan los tres genotipos.

como el **principio de Hardy-Weinberg** (para más información sobre éste, véase "De cerca: El principio de Hardy-Weinberg"). Este modelo demostró que, en determinadas condiciones, las frecuencias de alelos y de genotipos de una población permanecerán constantes sin importar cuántas generaciones hayan pasado. En otras palabras, esta población no evolucionará. Los expertos en genética emplean el término **población en equilibrio** para esta población considerada como ideal y sin evolución, en la cual no cambian las frecuencias de alelos, siempre y cuando se cumplan las siguientes condiciones:

- No debe haber mutación.
- No tiene que haber **flujo de genes** entre poblaciones. Es decir, no debe haber movimiento de alelos hacia dentro o afuera de la población (como lo causaría, por ejemplo, el movimiento de organismos hacia dentro o afuera de la población).
- La población debe ser muy grande.
- Todos los apareamientos tienen que ser aleatorios, sin ninguna tendencia hacia ciertos genotipos para aparearse con otros genotipos específicos.
- No debe haber selección natural. Es decir, todos los genotipos tienen que reproducirse con el mismo éxito.

En estas condiciones, las frecuencias de alelos dentro de una población permanecerán sin cambio de forma indefinida. Si se viola una o más de estas condiciones, entonces las frecuencias de alelos pueden cambiar; es decir, la población evolucionará.

Como esperarías, pocas poblaciones naturales, si es que las hay, están verdaderamente en equilibrio. Entonces, ¿cuál es la importancia del principio de Hardy-Weinberg? Las condiciones de Hardy-Weinberg son puntos de arranque útiles para estudiar los mecanismos de la evolución. En las siguientes secciones examinaremos algunas de las condiciones que muestran que las poblaciones naturales a menudo no las cumplen, e ilustraremos las consecuencias de tales incumplimientos. Así, entenderemos mejor tanto lo inevitable de la evolución como los procesos que favorecen el cambio evolutivo.

15.2 ¿QUÉ CAUSA LA EVOLUCIÓN?

La teoría de la genética de la población predice que el equilibrio de Hardy-Weinberg puede alterarse por las desviaciones de cualquiera de sus cinco condiciones. Por lo tanto, podríamos predecir cinco causas principales del cambio evolutivo: mutación, flujo de genes, población pequeña, apareamiento no aleatorio y selección natural.

Las mutaciones son la fuente original de la variabilidad genética

Una población permanece en equilibrio genético sólo si no hay **mutaciones** (cambios en la secuencia del DNA). La mayoría de las mutaciones ocurren durante la división celular, cuando una célula debe hacer una copia de su DNA. Algunas veces hay errores en el proceso de copiado y el DNA que se copia no coincide con el original. La mayor parte de tales errores los corrigen rápidamente los sistemas celulares que identifican y reparan los errores de copiado del DNA, aunque algunos cambios en la secuencia de nucleótidos escapan a los sistemas de reparación. Una mutación sin reparar en una célula que da origen a gametos puede transmitirse a los descendientes y entrar a la poza génica de una población.

Las mutaciones hereditarias son raras pero importantes

¿Qué tan importante es una mutación para cambiar la poza génica de una población? Para cualquier gen dado, sólo una pequeñísima proporción de una población hereda una mutación de la generación anterior. Por ejemplo, una versión mutante de un gen humano común aparecerá en aproximadamente sólo uno de cada 100,000 gametos producidos, ya que

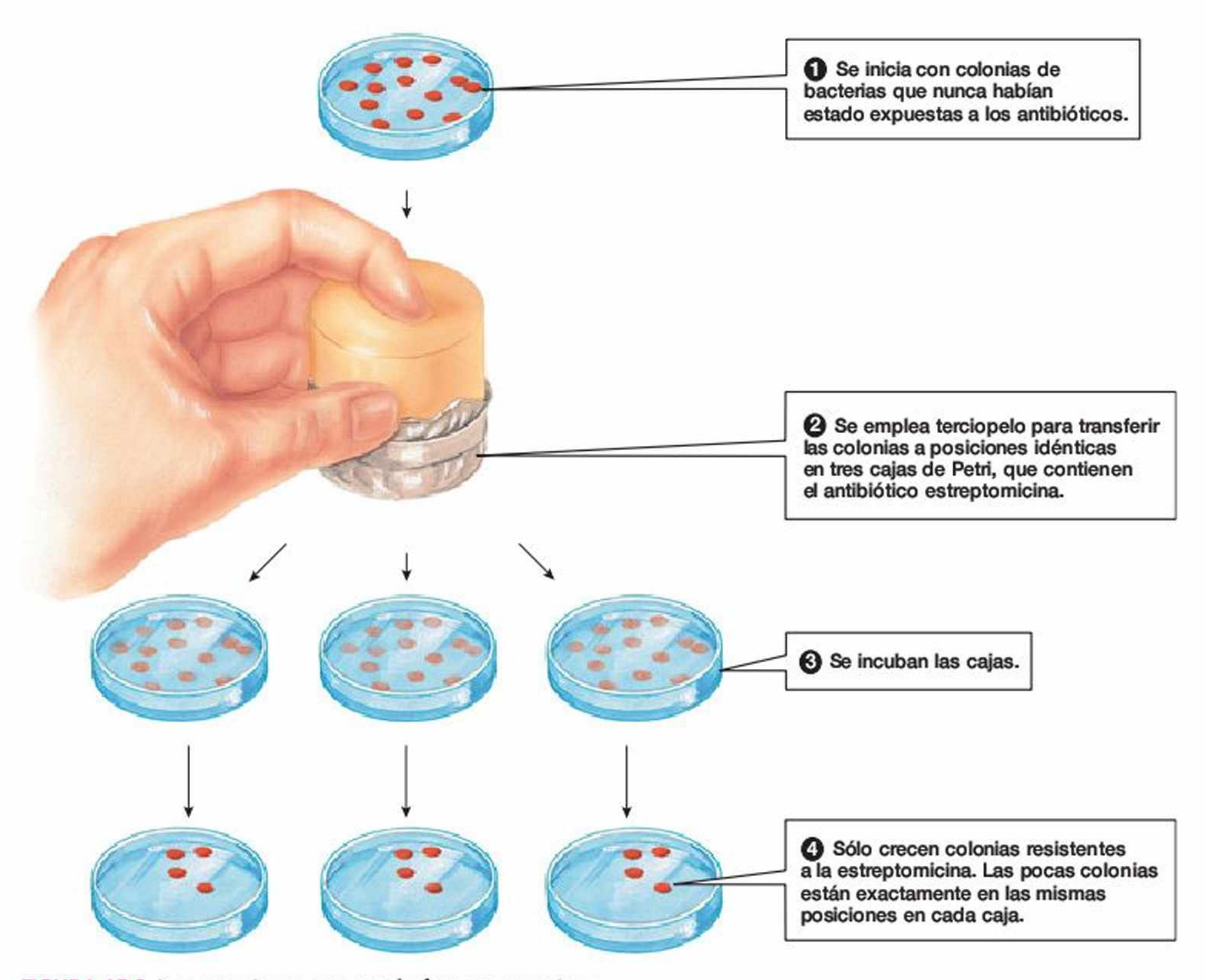


FIGURA 15-3 Las mutaciones ocurren de forma espontánea
Este experimento demuestra que las mutaciones ocurren espontáneamente y no en respuesta a las presiones ambientales. Cuando las colonias de bacterias que nunca se han expuesto a los antibióticos se exponen a la estreptomicina (antibiótico), sólo crecen algunas colonias. La observación de que estas colonias supervivientes crecen exactamente en las mismas posiciones, en todas las cajas de Petri, muestra que las mutaciones de resistencia a la estreptomicina estaban presentes en la caja de Petri original, antes de su exposición a la presión ambiental, es decir, a la estreptomicina. **PREGUNTA: ¿Si fuera cierto que las mutaciones sí ocurren en respuesta a la presencia de un antibiótico, cómo se diferenciaría el resultado de este experimento del resultado real?**

se forman nuevos individuos por la fusión de dos gametos, en uno de cada 50,000 recién nacidos aproximadamente. Así, comúnmente las mutaciones por sí mismas sólo provocan cambios muy leves en la frecuencia de cualquier alelo particular.

A pesar de la rareza de las mutaciones hereditarias de cualquier gen específico, el efecto acumulativo de las mutaciones resulta esencial para la evolución. La mayoría de los organismos tienen un gran número de genes diferentes, de manera que si la proporción de mutaciones es baja para cualquier gen único, ese reducido número de posibilidades significa que cada nueva generación de una población quizás incluirá algunas mutaciones. Por ejemplo, los seres humanos tienen aproximadamente 30,000 genes diferentes, por lo que cada individuo porta casi 60,000 alelos. Así, aunque cada alelo tenga, en promedio, sólo una en 100,000 probabilidades de mutar, la mayoría de los recién nacidos probablemente tendrá una o dos mutaciones en total. Estas mutaciones son la fuente de nuevos alelos, es decir, de nuevas variantes sobre las cuales pueden funcionar otros procesos evolutivos. Por lo tanto, se les considera los cimientos del cambio evolutivo porque sin mutaciones no habría evolución.

Las mutaciones no están dirigidas hacia una meta

Una mutación no surge como resultado, ni como expectativa, de las necesidades ambientales. Una mutación simplemente ocurre y, a la vez, es capaz de producir un cambio en una estructura o función de un organismo. Si el cambio resulta de utilidad, nocivo o aun neutro ahora o en el futuro, dependerá de las condiciones ambientales sobre las cuales un organismo tienen poco o ningún control (**FIGURA 15-3**). La mutación ofrece un potencial para el cambio evolutivo. Otros procesos, especialmente la selección natural, pueden actuar para diseminar la mutación a través de la población o para eliminarla de la población.

El flujo de genes entre poblaciones cambia las frecuencias de alelos

El movimiento de alelos entre poblaciones, conocido como flujo de genes, cambia la forma en que los alelos se distribuyen entre las poblaciones. Cuando los individuos se mueven de una población a otra y se cruzan en la nueva ubicación, los alelos se transfieren de una poza génica a otra. En los mandriles, por ejemplo, los individuos se mueven de forma rutinaria a nuevas poblaciones y viven en grupos sociales llamados *tropas*. Dentro de cada tropa, todas las hembras se aparean con pocos machos dominantes. Los machos jóvenes comúnmente abandonan la tropa. Si tienen suerte, quizá se unan a otra tropa y lleguen a ser dominantes en ella. Así, el descendiente macho de una tropa porta alelos de la poza génica de otras tropas.

Aunque el movimiento de individuos es una causa común de flujo de genes, los alelos se pueden mover entre poblaciones aun cuando los organismos no lo hagan. Las plantas con flores, por ejemplo, no se mueven pero sí lo hacen sus semillas y su polen (**FIGURA 15-4**). El polen, que contiene espermatozoides, recorre grandes distancias trasportado por el viento o por animales polinizadores. Si el polen finalmente llega a las flores de una población diferente de su especie, podría fecundar óvulos y agregar su colección de alelos a la poza génica local. Las semillas también son llevadas por el viento, el agua o los animales hasta sitios lejanos, donde pueden germinar para volverse parte de una población alejada de su lugar de origen.

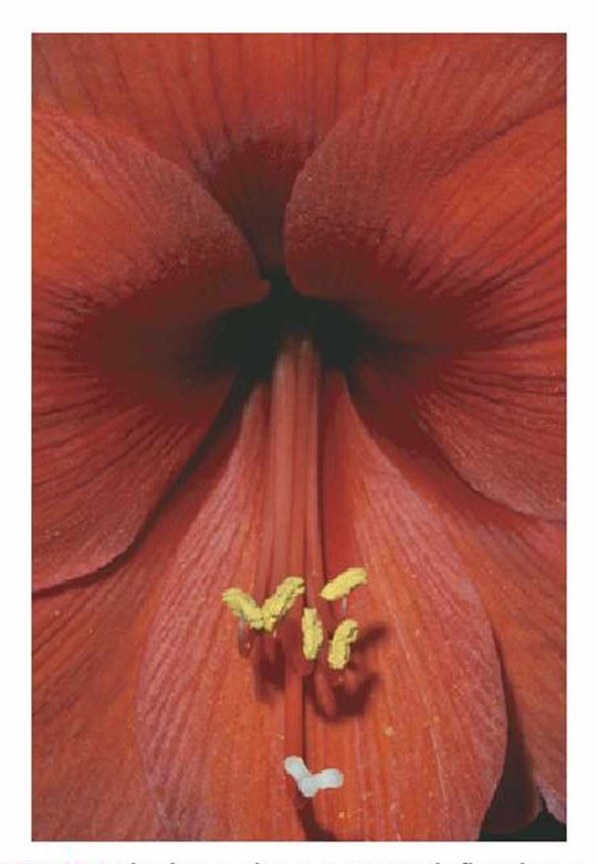


FIGURA 15-4 El polen puede ser un agente de flujo de genes
El polen, esparcido por el viento, lleva alelos de una población a otra.

El principal efecto evolutivo del flujo de genes es incrementar la similitud genética de poblaciones diferentes de una especie. Para saber por qué, imagina dos vasos, uno que contenga agua dulce y el otro, agua salada. Si algunas cucharadas se trasladan del vaso con agua salada al vaso con agua dulce, el líquido que está en el vaso con agua dulce se volverá más salado. De igual manera, el movimiento de alelos de una población a otra tiende a cambiar la poza génica de la población destino, de manera que sea más similar a la población de origen.

Si los alelos se mueven continuamente de un lado a otro entre poblaciones diferentes, las pozas génicas de éstas se mezclarán realmente. Esta mezcla evita el desarrollo de diferencias considerables en las composiciones genéticas de las poblaciones. Pero si se bloquea el flujo de genes entre las poblaciones de una especie, las diferencias genéticas resultantes podrían aumentar tanto que una de las poblaciones se convertiría en una nueva especie. Se trata de un proceso que explicaremos en el capítulo 16.

Las frecuencias de alelos pueden cambiar en poblaciones pequeñas

Las frecuencias de alelos en poblaciones pueden cambiar por sucesos fortuitos. Por ejemplo, si la mala suerte evita que se reproduzca algún miembro de una población, sus alelos finalmente se removerán de la poza génica, lo cual alterará su composición. ¿Qué clases de sucesos de mala suerte pueden evitar en forma aleatoria que algunos individuos se reproduzcan? Las semillas pueden caer en un charco y nunca germinarán; una lluvia con granizo puede destruir las flores; y un incendio o una erupción volcánica destruirían los organismos. Cualquier suceso que termine con la vida de manera fortuita, o que permita que se reproduzca sólo de manera fortuita un subconjunto de una población, puede causar cambios aleatorios en las frecuencias de alelos (**FIGURA 15-5**). El proceso mediante el cual los eventos fortuitos cambian las frecuencias de alelos se llama **deriva genética**.

Para saber cómo funciona la deriva genética, imagina una población de 20 hámsteres donde una frecuencia del alelo *B* para un pelaje negro es 0.50 y la frecuencia del alelo *b* para un pelaje café es 0.50 (figura 15-5, parte superior). Si todos los hámsteres de la población se cruzaran para producir otra población de 20 animales, las frecuencias de los dos alelos no cambiarían en la siguiente generación. Pero, si por el contrario, se permiten que sólo dos hámsteres elegidos al azar se crucen y se conviertan en los progenitores de la siguiente generación de 20 animales, las frecuencias de alelos resultarían bastante diferentes en la generación 2 (figura 15-5, parte central). Y si el cruce en la segunda generación se restringiera de nuevo a dos hámsteres elegidos en forma aleatoria, las frecuencias de alelos cambiarían de nuevo en la tercera generación (figura 15-5, parte inferior). Las frecuencias de alelos continuarán cambiando de un modo aleatorio, en tanto se restrinja la reproducción a un subconjunto aleatorio de la población. Observa que los cambios causados por la deriva genética pueden incluir la desaparición de un alelo de la población.

Sí importa el tamaño de la población

Hasta cierto grado la deriva genética se presenta en todas las poblaciones, pero ocurre con más rapidez y con mayor efecto en las poblaciones pequeñas que en las grandes. Si una población es lo suficientemente grande, los sucesos fortuitos no al-

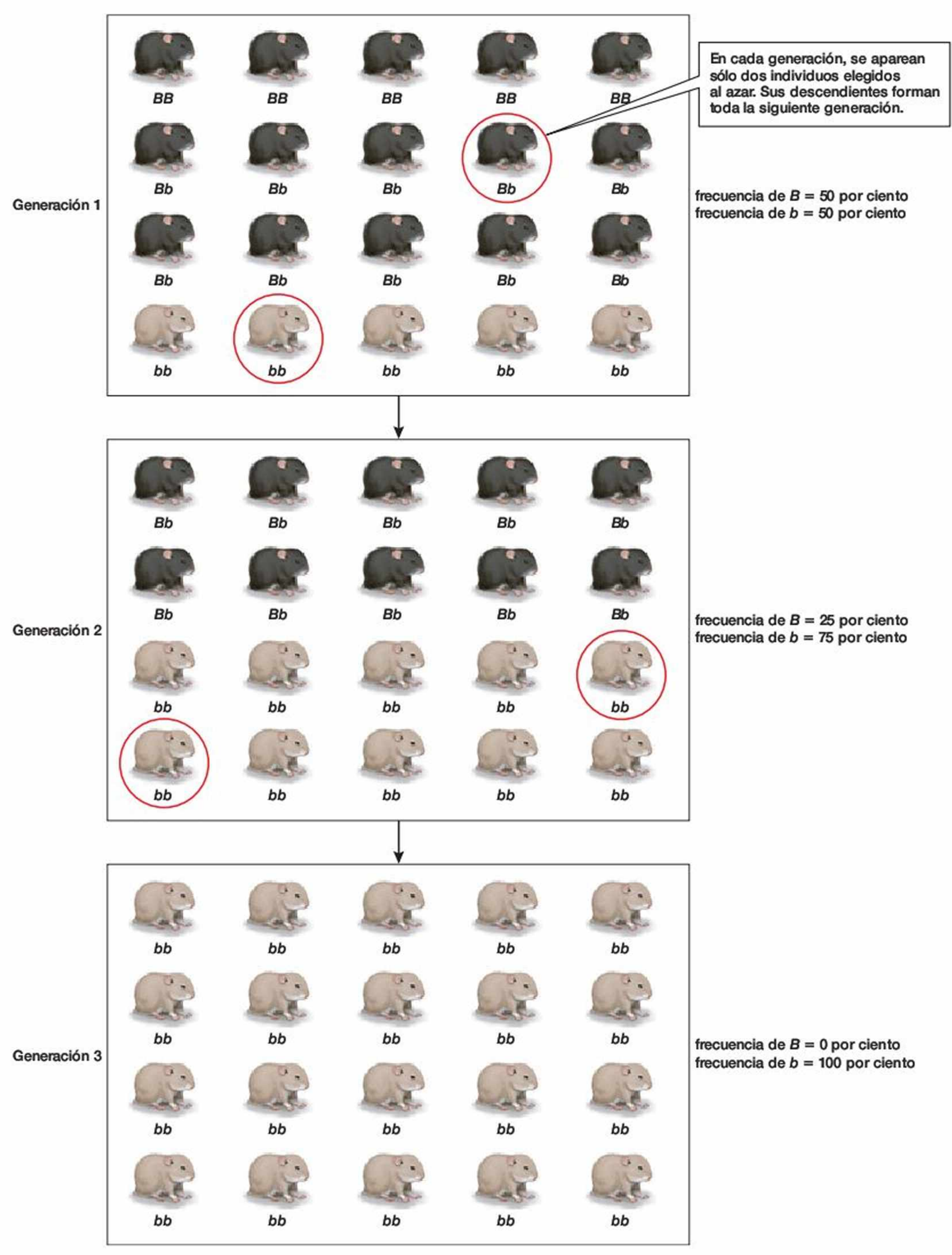


FIGURA 15-5 Deriva genética

Si los sucesos fortuitos evitan que se reproduzcan algunos miembros de la población, las frecuencias de alelos pueden cambiar en forma aleatoria. **PREGUNTA: Explica por qué la distribución de genotipos en la generación 2 es tal como se muestra.**

teran de manera significativa su poza génica, ya que la remoción aleatoria de unos cuantos alelos individuales no tendrá un alto impacto sobre las frecuencias de alelos en la población como un todo. En una población pequeña, sin embargo, sólo unos cuantos organismos portarán un alelo específico. Los sucesos fortuitos podrían eliminar de la población la mayoría o todos los ejemplos de dicho alelo.

Para saber cómo el tamaño de la población afecta la deriva genética, imagina dos poblaciones de amibas en las que cada amiba es roja o azul, y el color está controlado por dos alelos (*A* y *a*) de un gen. La mitad de las amibas en cada una de nuestras dos poblaciones son rojas, y las otras mitades son azules. Una población, sin embargo, consta sólo de cuatro individuos; mientras que la otra tiene 10,000.

Ahora imaginemos la reproducción en nuestras poblaciones ficticias. Seleccionemos de forma aleatoria la mitad de los individuos en cada población y dejemos que se reproduzcan por fisión binaria. Para hacerlo, cada amiba reproductora se divide por la mitad para dar origen a dos amibas, cada una de las cuales es del mismo color que el de la progenitora. En la población grande, se reproducen 5,000 amibas que generan una nueva generación de 10,000. ¿Cuál es la probabilidad de que los 10,000 miembros de la nueva generación sean rojos? Prácticamente cero. De hecho, sería muy poco probable que incluso 3000 fueran rojas o que 7000 fuera de este color. El resultado más probable es que aproximadamente la mitad sean rojas y la otra mitad azules, como en la población original. En esta población grande, entonces, no esperaríamos un cambio importante en las frecuencias de alelos de una generación a la siguiente.

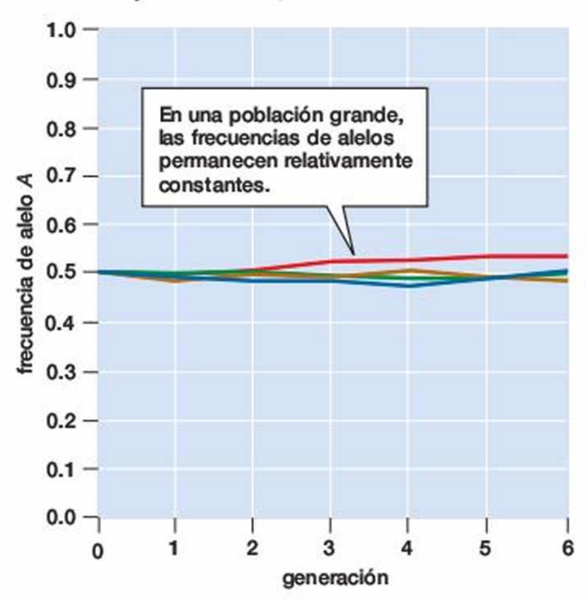
Una forma de probar tal predicción consiste en desarrollar un software que estimule la forma en que las frecuencias de alelos cambian a través de las generaciones. La **FIGURA 15-6a** muestra los resultados de cuatro corridas de ese estímulo. Observa que la frecuencia del alelo *A*, que se codifica en rojo, permanece cerca de 0.5, lo cual es consistente con la expectativa de que la mitad de las amibas serían rojas.

En la población pequeña, la situación es diferente. Únicamente se reproducen dos amibas y hay una probabilidad del 25 por ciento de que ambas sean rojas. (Este resultado es parecido al de lanzar dos monedas al aire y que ambas caigan en cara). Si sólo se reproducen amibas rojas, entonces la siguiente generación consistirá solamente de amibas rojas, que es un resultado relativamente probable. Así, es posible que en una sola generación el alelo de color azul desaparezca de la población.

La **FIGURA 15-6b** muestra el destino del alelo *A* en cuatro corridas de una simulación de nuestra población pequeña. En una de las cuatro corridas (línea roja), el alelo *A* alcanza una frecuencia de 1.0 (100 por ciento) en la segunda generación, lo cual significa que todas las amibas en la tercera generación y en las siguientes serán rojas. En otra corrida, la frecuencia del alelo A cambia a 0.0 en la tercera generación (línea azul) y toda la población subsecuente es azul. Así, uno de los dos fenotipos de la amiba desaparece en la mitad de las simulaciones.

Un cuello de botella poblacional es un ejemplo de deriva genética

Dos causas de deriva genética, llamadas *efecto de cuello de botella poblacional* y *efecto fundador,* ilustran mejor el efecto que el tamaño de una población pequeña ejerce sobre las frecuencias de alelos de una especie. En el **cuello de botella poblacional**, una población se reduce en forma drástica, por ejemplo, debido a una catástrofe natural o a una cacería excesiva. Entonces, sólo unos cuantos individuos están disponibles para contribuir con genes a la siguiente generación. Los cuellos de botella poblacionales pueden cambiar rápidamente las frecuencias de alelos y reducir la variabilidad genética al eliminar alelos (**FIGURA 15-7a**). Aun si la población aumenta



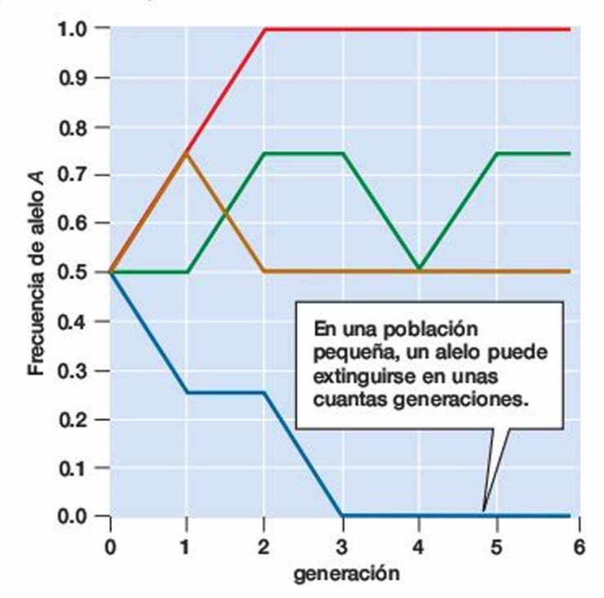


FIGURA 15-6 Efecto del tamaño de la población en la deriva genética
Cada línea de color representa una simulación por computadora del cambio con el tiempo en la frecuencia del alelo A, en una población ***a)*** grande o en una ***b)*** pequeña, donde dos alelos, A y a, inicialmente estaban presentes en proporciones iguales, y donde se reprodujeron individuos elegidos al azar. **EJERCICIO: Dibuja una gráfica que muestre el resultado que crees que resultaría si la simulación se corriera cuatro veces con un tamaño poblacional de 20.**

La poza génica de una población contiene cantidades iguales de alelos rojos, azules, amarillos y verdes.

Un suceso de cuello de botella reduce de manera drástica el tamaño de la población.

Por casualidad, la poza génica de la población disminuida contiene en su mayoría alelos azules, y unos cuantos alelos amarillos.

Después de que la población crece y regresa a su tamaño original, predominan los alelos azules; en tanto que desaparecen los alelos rojos y verdes.

a)



b)

FIGURA 15-7 Los cuellos de botella poblacionales reducen la variación
a) Un cuello de botella poblacional puede reducir de forma drástica la variación genética y fenotípica, porque los pocos organismos que sobreviven portarían conjuntos similares de alelos. ***b)*** El elefante marino septentrional pasó por un cuello de botella poblacional en el pasado reciente, lo cual dio como resultado una pérdida casi total de la diversidad genética. **PREGUNTA: Si una población crece mucho otra vez después de un cuello de botella, con el paso del tiempo aumentará la diversidad genética. ¿Por qué?**

posteriormente, los efectos genéticos del cuello de botella permanecerían durante cientos o miles de generaciones.

La pérdida de variabilidad genética a causa de los cuellos de botella se ha documentado en numerosas especies, como el elefante marino del norte (**FIGURA 15-7b**). Se cazó al elefante marino casi hasta su extinción total en el siglo XIX, y para la última década de ese siglo apenas sobrevivían unos 20 ejemplares. Comúnmente los elefantes marinos machos dominantes monopolizan la reproducción, de manera que un solo macho se aparea con un grupo estable de hembras y quizá sea el progenitor de todos los descendientes en ese punto extremo del cuello de botella. Desde entonces, el número de elefantes marinos se ha incrementado hasta llegar a cerca de 30,000 individuos; sin embargo, un análisis bioquímico muestra que todos los elefantes marinos septentrionales son casi genéticamente idénticos. Otras especies de focas, cuyas poblaciones siempre han sido grandes, muestran una variabilidad genética mucho mayor. Con todo derecho el rescate de su total extinción del elefante marino septentrional se considera un triunfo de la conservación de las especies. No obstante, con escasa variación genética, el elefante marino tiene mucho menos potencial de evolucionar en respuesta a los cambios ambientales. Cualquiera que sea el número de elefantes marinos que existan, debe considerarse que la especie está amenazada por su extinción.

Las poblaciones aisladas pueden originar cuellos de botella

Un caso especial de cuello de botella poblacional es el **efecto fundador**, el cual se presenta cuando un número pequeño de organismos funda colonias aisladas. Una parvada de aves, por ejemplo, que se pierde durante la migración o se desviada de su curso por una tormenta, puede asentarse en una isla aislada. El grupo fundador pequeño por casualidad tendría fre-

cuencias de alelos que son muy diferentes de las frecuencias de la población original. Si es así, la poza génica de la población futura asentada en el nuevo lugar será muy diferente de la población más grande original. Por ejemplo, un conjunto de defectos genéticos conocido como síndrome de Ellis-van Creveld (FIGURA 15-8) es bastante más común entre los menonitas que habitan el condado de Lancaster, Pensilvania, que entre la población general. Los menonitas actuales de ese condado son descendientes de tan sólo unos 200 inmigrantes del siglo XVIII, y se sabe que una pareja de entre esos inmigrantes era portadora del alelo del síndrome de Ellis-van Creveld. En una población de fundadores tan reducida, dicho suceso significó que el alelo fuera portado por una proporción relativamente alta de la población menonita fundadora (1 o 2 portadores de 200, contra quizás 1 de 1000 en la población general). Esta elevada frecuencia inicial de alelos, combinada con la deriva genética subsiguiente, contribuyó con los niveles significativamente altos del síndrome de Ellis-van Creveld entre ese grupo de menonitas.





FIGURA 15-8 Un ejemplo humano del efecto fundador
Una mujer menonita con un hijo (izquierda) que sufre de un conjunto de defectos genéticos conocidos como síndrome de Ellis-van Creveld. Los síntomas son brazos y piernas cortos, dedos adicionales (derecha) y, en algunos casos, padecimientos cardiacos. El efecto fundador es responsable de que prevalezca el síndrome de Ellis-van Creveld entre los residentes menonitas del condado de Lancaster en Pensilvania.

El apareamiento dentro de una población casi nunca es fortuito

El apareamiento no aleatorio por sí mismo no altera la frecuencia de alelos dentro de una población. Sin embargo, quizá tenga efectos considerables sobre la distribución de genotipos diferentes y, por lo tanto, en la distribución de los fenotipos de la población. Ciertos genotipos pueden llegar a ser más comunes, lo cual afectaría la dirección de la selección natural.

Los efectos del apareamiento no aleatorio pueden ser importantes, ya que los organismos rara vez se aparean estrictamente en forma aleatoria. Por ejemplo, muchos organismos tienen movilidad limitada y suelen permanecer cerca del lugar donde nacieron, se criaron o germinaron. En tales especies, la mayoría de los descendientes de un progenitor específico viven en la misma área y, así, cuando se reproducen, es muy probable que estén emparentados con sus parejas reproductoras. La reproducción sexual entre parientes se llama *endogamia (consanguinidad)*.

Debido a que los parientes por lo general son genéticamente parecidos, la endogamia tiende a incrementar el número de individuos que heredan los mismos alelos de ambos progenitores y, por lo tanto, son homocigotos de muchos genes. En ocasiones este aumento de homocigotos origina efectos dañinos, como el índice creciente de enfermedades o defectos genéticos. Muchas pozas génicas incluyen los alelos recesivos dañinos que persisten en la población, porque sus efectos negativos están enmascarados en portadores heterocigotos (que tienen solamente una copia del alelo dañino). Sin embargo, la endogamia aumenta la probabilidad de engendrar descendientes homocigotos con dos copias del alelo dañino.

En los animales puede surgir también el apareamiento no aleatorio si éstos eligen aparearse con ciertos individuos de su especie, en vez de con otros. El ganso blanco (o de las nieves) es un caso ejemplar. Los individuos de esta especie se dan en dos "fases de color": algunos son blancos, en tanto que otros son azules (FIGURA 15-9). Aunque ambos gansos pertenecen a la misma especie, la elección para el apareamiento no es al azar respecto del color. Las aves muestran una fuerte tendencia a aparearse con otras del mismo color. La preferencia por aparearse con quienes son similares se llama *apareamiento selectivo*.

No todos los genotipos son igualmente benéficos

En una población hipotética en equilibrio, los individuos de todos los genotipos sobreviven y se reproducen igualmente



FIGURA 15-9 Apareamiento no aleatorio entre los gansos blancos
Es muy probable que los gansos blancos, que tienen plumaje blanco o azul, se apareen con otras aves cuyo plumaje sea del mismo color.

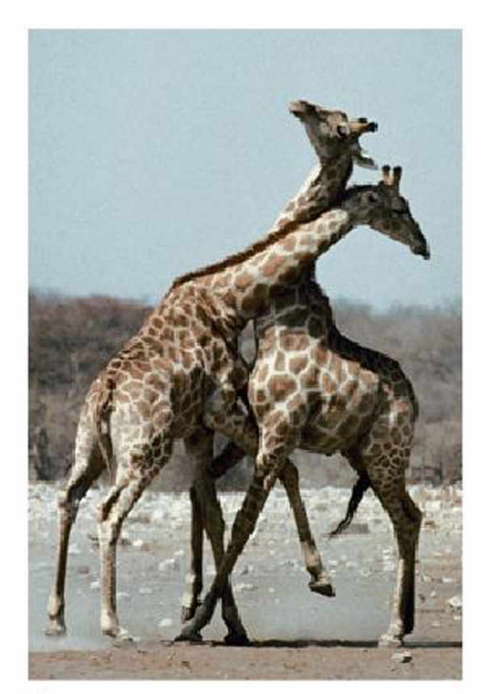
bien; es decir, ningún genotipo tiene ventaja sobre los demás. Sin embargo, es probable que esta condición se cumpla sólo en raras ocasiones, si acaso, en poblaciones reales. Y aunque algunos alelos son neutros, en el sentido de que los organismos que poseen uno de varios alelos, y tienen la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse, es claro que no todos los alelos son neutros en todos los ambientes. Siempre que un alelo confiere, en las palabras de Alfred Russel Wallace, "alguna leve superioridad", la selección natural favorecerá a los individuos que lo poseen, es decir, a aquellos individuos que tienen un elevado potencial reproductivo. Este fenómeno se ilustra mediante un ejemplo relacionado con un antibiótico.

La resistencia a los antibióticos evoluciona por selección natural

La penicilina comenzó a emplearse en forma generalizada durante la Segunda Guerra Mundial, cuando se utilizó para combatir las infecciones en las heridas de los combatientes. Supón que a un soldado de infantería lo llevan a un hospital de campo, después de recibir una herida de bala en el brazo, y que desarrolla una infección bacteriana es ese brazo. Un médico evalúa la situación y decide tratar la herida usando penicilina dosificada por goteo intravenoso. Conforme el antibiótico recorre los vasos sanguíneos del soldado, millones de bacterias mueren antes de reproducirse. Unas cuantas bacterias, sin embargo, tienen un extraño alelo que codifica una enzima que destruye cualquier penicilina que entra en contacto con la célula bacteriana. (Este alelo es una variante de un gen que normalmente codifica una enzima que descompone los productos residuales de la bacteria). Las bacterias que portan ese extraño alelo son capaces de sobrevivir y reproducirse, y sus descendientes heredan el alelo que destruye la penicilina. Después de algunas generaciones, la frecuencia del alelo que destruye la penicilina se ha incrementado hasta cerca del 100 por ciento, y la frecuencia del alelo que normalmente procesa los residuos disminuyó hasta casi cero. Como resultado de la selección natural, impuesta por el poder destructor del antibiótico, la población de bacterias dentro del organismo del soldado evolucionó. La poza génica de la población cambió, y la causa del cambio es la selección natural en forma de destrucción de bacterias con el uso de la penicilina.

La resistencia a la penicilina ilustra los puntos clave acerca de la evolución

El ejemplo de resistencia a la penicilina destaca algunas de las características importantes de la selección natural y la evolución. *La selección natural no origina cambios genéticos en los individuos.* El alelo causante de la resistencia a la penicilina surgió de forma espontánea, mucho antes de que se aplicara la penicilina por goteo intravenoso al soldado. La penicilina no causó la aparición de la resistencia; su presencia simplemente favoreció la supervivencia de las bacterias que contienen los alelos que destruyen la penicilina, y no a las bacterias con alelos que procesan los residuos.


a)


b)

FIGURA 15-10 Una acuerdo entre presiones opuestas
a) Una jirafa macho con cuello largo tiene una ventaja definitiva en los combates para establecer su dominio. ***b)*** Pero el cuello largo de la jirafa lo fuerza a adoptar posturas extremadamente incómodas y vulnerables cuando tiene que beber agua. Así, tomar agua y pelear contra otro macho le imponen presiones evolutivas opuestas sobre la longitud de su cuello.

La selección natural actúa sobre los individuos, pero las poblaciones cambian por evolución. El agente de la selección natural, en este caso la penicilina, actuó sobre bacterias individuales. Como resultado, algunos individuos se reprodujeron, pero otros no. Sin embargo, fue la población en conjunto la que evolucionó al cambiar sus frecuencias de alelos.

La evolución es un cambio en las frecuencias de alelos de una población, debido al éxito reproductivo diferencial entre organismos que portan alelos diferentes. En la terminología de la evolución, la **eficacia biológica** de un organismo se mide por su éxito reproductivo. En nuestro ejemplo, las bacterias resistentes a la penicilina tenían una mayor eficacia biológica que las bacterias normales, porque las bacterias resistentes produjeron mayores cantidades de descendientes viables (capaces de sobrevivir).

La evolución no es progresiva; no hace que los organismos "sean mejores". Los rasgos favorecidos por la selección natural cambian conforme el medio ambiente se modifica. Las bacterias resistentes resultaron favorecidas sólo debido a la presencia de la penicilina en el organismo del soldado. Posteriormente, cuando el ambiente del organismo del soldado ya no contenía penicilina, las bacterias resistentes quizás estaban en desventaja en relación con otras bacterias que podían procesar los desechos con mayor eficacia. De manera similar, los cuellos largos de las jirafas macho les son de utilidad cuando luchan por establecer su dominio, pero son una desventaja cuando tienen que beber agua (**FIGURA 15-10**). La longitud

Tabla 15-1 Causas de la evolución

Proceso	Consecuencia
Mutación	Crea nuevos alelos; aumenta la variabilidad.
Flujo de genes	Aumenta la semejanza de poblaciones diferentes.
Deriva genética	Origina un cambio aleatorio en las frecuencias de alelos; puede eliminar alelos.
Apareamiento no aleatorio	Cambia las frecuencias de genotipos pero no las frecuencias de alelos.
Selección natural y sexual	Incrementa la frecuencia de alelos favorecidos; puede causar adaptaciones.

del cuello de las jirafas macho representa un acuerdo evolutivo entre la ventaja de ser capaces de ganar un combate contra otros machos y la desventaja de ser vulnerables cuando están tomando agua. (Los cuellos de las jirafas hembra son largos, aunque no tanto como los de los machos, porque los machos que tienen éxito transmiten los alelos para cuellos largos tanto a las hijas como a los hijos). La tabla 15-1 resume las diferentes causas de la evolución.

15.3 ¿CÓMO FUNCIONA LA SELECCIÓN NATURAL?

La selección natural no es la *única* fuerza evolutiva. Como ya hemos visto, la mutación proporciona variabilidad a los rasgos heredados, y los efectos fortuitos de la deriva genética pueden cambiar las frecuencias de alelos. Además, ahora los biólogos evolucionistas están comenzando a apreciar la fuerza de las catástrofes fortuitas para darle forma a la historia de la vida en la Tierra: los sucesos de destrucción masiva exterminan por igual a las especies que tienen éxito para sobrevivir y a las que no lo tienen. No obstante, es la selección natural la que da forma a la evolución de las poblaciones al adaptarse a los cambios ambientales. Por tal razón, examinaremos la selección natural más a fondo.

La selección natural es en realidad una reproducción diferencial

Para la mayoría de las personas, la **selección natural** significa "supervivencia del más apto". La selección natural evoca imágenes de lobos que persiguen a caribúes, o de leones que gruñen ferozmente y pelean por el cadáver de una cebra. Sin embargo, la selección natural no trata únicamente de la supervivencia, pues también abarca la reproducción. Es verdad que si un organismo va a reproducirse, tiene que sobrevivir el tiempo suficiente para lograrlo. En algunos casos, también es cierto que un organismo que vive durante mucho tiempo tiene más probabilidades de reproducirse. Pero ningún organismo vive para siempre, y la única forma de que sus genes continúen hacia el futuro es mediante una reproducción satisfactoria. Cuando un organismo muere sin reproducirse, sus genes "mueren" con él. En cierto sentido, un organismo que se reproduce sigue viviendo, en los genes que se transfieren a sus descendientes. Por consiguiente, aunque los biólogos evolucionistas a menudo discuten acerca de la supervivencia, en parte porque usualmente ésta es más fácil de medir que la reproducción, el tema principal de la selección natural es la *reproducción diferencial*: los individuos que portan ciertos alelos dejan más descendientes (que heredan dichos alelos), que otros individuos con alelos diferentes.

La selección natural actúa sobre los fenotipos

Aunque hemos definido la evolución en términos de cambios en la composición genética de una población, es importante reconocer que la selección natural no actúa directamente sobre los genotipos de los organismos individuales. Más bien, la selección natural actúa sobre fenotipos, que son la estructura y los comportamientos que tienen los miembros de una población. Esta selección de fenotipos, sin embargo, influye inevitablemente en los genotipos presentes en una población, ya que los fenotipos y los genotipos están estrechamente vinculados. Por ejemplo, sabemos que la altura de una planta de guisantes está fuertemente influida por los alelos de ciertos genes de la planta. Si una población de plantas de guisantes encontrara condiciones ambientales favorables para las plantas más grandes, entonces las plantas más grandes tendrían más retoños, los cuales portarían los alelos que contribuyeron a la altura de sus progenitores. Así, si la selección natural favorece un fenotipo específico, necesariamente favorecerá también el genotipo que la origina.

Algunos fenotipos se reproducen con mayor éxito que otros

Como hemos visto, selección natural simplemente significa que algunos fenotipos se reproducen con más éxito que otros. Este proceso sencillo es un poderoso agente de cambio porque sólo los "mejores" fenotipos transfieren características a las generaciones subsiguientes. Pero, ¿qué hace que un fenotipo sea el mejor? Los fenotipos exitosos son aquellos que tienen las mejores adaptaciones a su entorno particular. Las **adaptaciones** son características que ayudan a un individuo a sobrevivir y a reproducirse.

Un ambiente tiene componentes vivos (bióticos) e inanimados (abióticos)

Los organismos individuales deben enfrentar un medio ambiente que incluye no solamente los factores físicos, sino también otros organismos con los cuales interactúa el individuo. El componente inanimado (*abiótico*) del ambiente incluye factores como el clima, la disponibilidad de agua y los minerales del suelo. El entorno abiótico establece los requerimientos "básicos" que un organismo debe satisfacer para sobrevivir y reproducirse. Sin embargo, muchas de las adaptaciones que vemos en los organismos modernos han surgido gracias a las interacciones con otros organismos, es decir, con el componente vivo (*biótico*) del ambiente. Charles Darwin escribió: "La estructura de todo ser orgánico está relacionada [...] con la de todos los demás seres orgánicos, con quienes compite por alimento o residencia, o de los cuales tiene que escapar, o que son sus presas". Un ejemplo sencillo ilustra este concepto.

El pasto búfalo brota en pequeñas porciones de tierra en las llanuras del este de Wyoming. Sus raíces deben absorber suficientes agua y minerales para su crecimiento y reproducción, y para ello deben adaptare a su entorno abiótico. Pero aun en las praderas secas de Wyoming, este requerimiento es relativamente trivial, siempre y cuando la planta esté sola y protegida en su metro cuadrado de terreno. Sin embargo, en



FIGURA 15-11 La competencia entre machos favorece el desarrollo de estructuras para un ritual de combate
En el otoño dos carneros cimarrones machos de cuernos largos se dan de topes durante la temporada de apareamiento. En muchas especies, es probable que los perdedores de tales combates no se apareen; mientras que los vencedores disfrutan de un significativo éxito reproductivo. **PREGUNTA: Imagina que has estudiado una población de carneros cimarrones y que pudiste identificar al padre y a la madre de cada descendiente. ¿La diferencia en el número de descendientes entre el adulto que tuvo mayor éxito reproductivo y el menos exitoso sería mayor en los machos que en las hembras?**

realidad, muchas otras plantas, además de ésta —como otros pastos búfalo, artemisas, matas y flores silvestres anuales—, brotan también en la misma porción de terreno. Si nuestro pasto búfalo va a sobrevivir, debe competir con otras plantas por los recursos. Sus raíces largas y profundas y sus procesos eficaces para la absorción de minerales han evolucionado no tanto a causa de que las planicies sean áridas, sino porque el pasto búfalo debe compartir las áridas planicies con otras plantas. Además, el pasto búfalo debe coexistir también con animales que desean comerlo, como el ganado que pasta en las praderas (y el bisonte que pastaba anteriormente). Como resultado, el pasto búfalo es extremadamente resistente. Los compuestos de sílice refuerzan sus hojas, una adaptación que desalienta el pastoreo. Con el tiempo, las plantas más resistentes e inadecuadas para comerse sobrevivieron mejor, y se reprodujeron más que las plantas menos resistentes: otra adaptación al ambiente biótico.

La competencia actúa como un agente de selección

Como muestra el ejemplo del pasto búfalo, uno de los principales agentes de la selección natural en el ambiente biótico es la **competencia** con otros organismos por los escasos recursos. La competencia por los recursos es mucho más intensa entre los miembros de una misma especie. Como Darwin escribió en *El origen de las especies*: "La lucha casi invariablemente será mucho más severa entre los individuos de la misma especie, pues frecuentan las mismas regiones, requieren los mismos alimentos y están expuestos a los mismos riesgos". En otras palabras, ningún organismo que compite tiene requerimientos tan similares para sobrevivir como los tiene otro miembro de la misma especie. Las especies diferentes pueden competir también por los mismos recursos, aunque por lo general en menor grado que como lo hacen los individuos dentro de una misma especie.

Tanto el depredador como la presa actúan como agentes de selección

Cuando dos especies interactúan, de forma extensa, cada una ejerce fuertes presiones selectivas sobre la otra. Cuando una desarrolla una nueva característica o modifica una que ya poseía, como respuesta comúnmente la otra desarrolla nuevas adaptaciones. Esta constante y mutua retroalimentación entre dos especies se llama **coevolución**. Quizá la forma más familiar de coevolución se encuentre en las relaciones del predador con su presa.

La **depredación** incluye cualquier situación en que un organismo se alimente de otro. En algunos casos, la coevolución entre depredadores (quienes comen) y la presa (aquellos que son comidos) es algo así como una "carrera armamentista biológica", donde cada bando desarrolla nuevas adaptaciones en respuesta a las "escaladas" del otro. Darwin utilizó el ejemplo de los lobos y los ciervos: el lobo depredador selecciona a un ciervo lento o descuidado, de manera que los ciervos veloces y más alertas continúan reproduciéndose y perpetúan la especie. A la vez, los ciervos veloces y alertas seleccionan a los lobos lentos y descuidados, porque tales depredadores no son capaces de adquirir suficiente alimento.

La selección sexual favorece las características que ayudan a aparearse a un organismo

En muchas especies animales, los machos poseen características llamativas como colores brillantes, plumas o aletas largas, o cornamenta embrollada. Los machos también exhiben conductas de cortejo extrañas, o emiten cantos sonoros y complejos. Aunque tales características extravagantes por lo común juegan un papel en el apareamiento, parece que se confrontan con una supervivencia y una reproducción eficaces. Los ornamentos exagerados y el exhibicionismo pueden ayudar a los machos a tener acceso a las hembras, pero también los hacen más vulnerables frente a los depredadores. A Darwin le intrigaba esa aparente contradicción. Acuñó el término de **selección sexual**, para describir la clase especial de selección que actúa con base en los rasgos que ayudan al animal a conseguir pareja.

Darwin reconoció que la selección sexual estaría favorecida, ya sea por una competencia entre machos o por la preferencia de las hembras hacia fenotipos masculinos específicos. La competencia entre machos para tener acceso a las hembras puede favorecer el desarrollo de características que proporcionen ventajas en las peleas o en el exhibicionismo del ritual de agresión (**FIGURA 15-11**). La selección de hembras para el apareamiento ofrece una fuente secundaria de selección sexual. En las especies animales donde las hembras eligen de forma activa a su pareja entre los machos, parece que las hembras prefieren a los machos que muestran cornamentas muy embrolladas o un exhibicionismo extravagante (**FIGURA 15-12**) ¿Por qué?

Una hipótesis popular es que las estructuras, los colores y el exhibicionismo del macho que no refuerzan su supervivencia, quizá más bien le proporcionen a las hembras un signo visible de la aptitud de un macho. Solamente un macho vigoroso y con mucha energía puede sobrevivir cuando lleva

GUARDIÁN DE LA TIERRA

Especies en peligro de extinción: De la poza génica a los "charcos de genes"

Muchas de las especies de la Tierra están en peligro de extinción. De acuerdo con la World Conservation Union, actualmente más de 15,000 especies de plantas y animales están amenazadas por la extinción. Para la mayoría de estas especies en riesgo, la principal amenaza es la destrucción de su hábitat. Cuando se reduce el hábitat de una especie, el tamaño de su población casi invariablemente también disminuye.

Muchas personas, organizaciones y gobiernos están preocupados por la situación de las especies en peligro de extinción y trabajan para brindarles protección tanto a ellas como a sus hábitat. Se espera que tales esfuerzos no sólo protejan a las especies amenazadas, sino que también restauren sus poblaciones, de manera que se termine con el peligro de su extinción. Por desgracia, es probable que una población que ya se ha vuelto tan pequeña para considerarse en riesgo de desaparecer sufra cambios evolutivos que aumentarán el peligro que tienen de extinguirse. Los principios de la evolución genética que ya hemos explorado en este capítulo nos ayudarán a entender dichos cambios.

Un problema es que en las poblaciones pequeñas, las selecciones de apareamiento están limitadas, y una elevada proporción de apareamientos ocurre entre parientes cercanos. Esta endogamia aumenta las probabilidades de que los descendientes sean homocigotos portadores de alelos recesivos dañinos. De manera que estos individuos menos adaptados morirán antes de que se reproduzcan, lo cual reducirá aún más el tamaño de su población.

No obstante, la mayor amenaza para las poblaciones pequeñas surge de su inevitable pérdida de diversidad genética (**FIGURA E15-1**). A partir de nuestra explicación acerca de los cuellos de botella poblacionales, es evidente que cuando una población disminuye considerablemente, muchos de los alelos que estaban presentes en la población original no estarán representados en la poza génica de la población restante. Además, hemos visto que la deriva genética en las poblaciones pequeñas causará que muchos de los alelos supervivientes desaparezcan subsecuente y permanentemente de la población (véase la figura 15-6b). Como la deriva genética es un proceso aleatorio, muchos de los alelos perdidos serán los que previamente fueron beneficiados por la selección natural. Inevitablemente, el número de alelos diferentes en la población se vuelve incluso más pequeño. El experto en ecología, Thomas Foose, expresó lo siguiente: "Las pozas génicas se están convirtiendo en charcos de genes." Incluso si el tamaño de una población amenazada por la extinción comienza a crecer, el daño ya está hecho; la diversidad genética perdida se recuperaría muy lentamente.

¿Por qué importa si la diversidad genética de una población es baja? Hay dos riesgos principales. Primero, la eficacia biológica de la población como un todo se reduce por la pérdida de los alelos benéficos que fundamentan las características de adaptación. Cuanto menos adaptada esté una población, menos probable será que se desarrolle. Segundo, una población genéticamente empobrecida carece de la variación que le permitiría adaptarse cuando cambien las condiciones ambientales. Cuando se modifica el entorno, lo cual inevitablemente sucederá, es menos probable que una especie genéticamente uniforme contenga individuos bien adaptados para sobrevivir y reproducirse en las nuevas condiciones. Una especie incapaz de adaptarse a las condiciones cambiantes está en grave riesgo de extinguirse.

¿Qué puede hacerse para preservar la diversidad genética de las especies en peligro? Por supuesto que la mejor solución consiste en preservar bastantes tipos diversos de hábitat, de forma que las especies nunca estuvieran en peligro. Sin embargo, la población humana ha crecido tanto y se ha apropiado de tan vastos recursos de la Tierra, que en muchos lugares tal solución es imposible. Para muchas especies, la única solución es asegurar que las regiones de hábitat preservados sean los suficientemente grandes como para albergar a poblaciones de gran tamaño, que contengan la mayoría de la diversidad genética total de una especie en peligro. No obstante, si las circunstancias dictan que las regiones preservadas sean pequeñas, es importante que tales zonas estén vinculadas por corredores del hábitat adecuado, de manera que, en las pequeñas regiones preservadas, el flujo de genes entre poblaciones logre incrementar la diseminación de nuevos alelos benéficos.

CONSIDERACIONES ÉTICAS



¿Tiene importancia el hecho de que las actividades humanas estén causando que las especies se extingan? Algunos biólogos con conciencia ética señalan que como los seres humanos tienen el poder para extinguir las especies, también tenemos la obligación ética de proteger los intereses de todos los habitantes del planeta. Desde este punto de vista, no es ético permitir que cualquier especie se extinga. Para quienes creen en la protección de otras especies, la crisis de biodiversidad implica dilemas éticos profundos. En muchos casos, la destrucción del hábitat pone en peligro a otras especies, y ayuda también a ganar espacio para las tierras de cultivo, para la construcción de viviendas y para tener los centros de trabajo tan necesarios para nuestra creciente población humana. ¿Cómo resolver el conflicto entre las necesidades humanas válidas y las necesidades de las especies en peligro de extinción? Además, ahora vemos con más claridad que, aun con la mejor de las intenciones, no seríamos capaces de salvar a todas las especies que actualmente están amenazadas por la extinción. Como los recursos disponibles para preservar y administrar los hábitat protegidos son limitados, deberíamos elegir cuáles especies tienen que sobrevivir y cuáles perecer. Si todas las especies son preciosas, ¿cómo haríamos esa elección tan terrible? ¿Quién decidirá cuáles especies deben vivir y cuáles deben morir, y qué criterio tendría que seguirse?



FIGURA E15-1 El rinoceronte está en peligro de extinción por la destrucción de su hábitat y la pérdida de diversidad genética En Sumatra sólo quedan unos cuantos cientos de rinocerontes.

encima una coloración llamativa o de una cola larga, que lo harían más vulnerable ante los depredadores. Inversamente, los machos que están enfermos o que sufren el ataque de parásitos son ordinarios y carentes de gracia en comparación con los machos saludables. Una hembra que elige al macho con colores más brillantes y más ornamentado está eligiendo



FIGURA 15-12 A las hembras pavo real les atrae la exuberante cola del macho
Los antepasados de las hembras pavo real actuales aparentemente eran exigentes para decidir con cuál macho iban a aparearse, y los favorecidos eran los que tenían la cola más colorida y más grande.

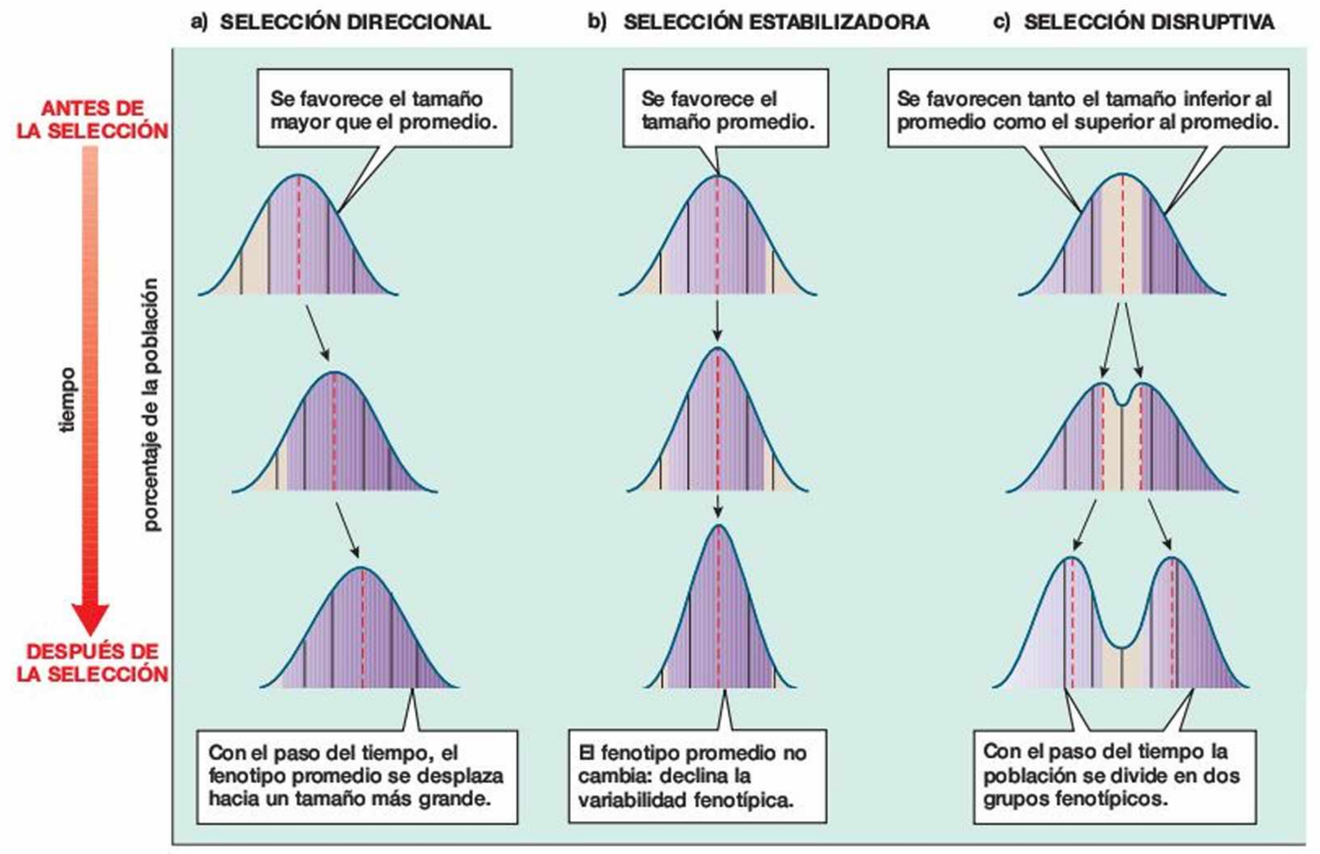
también al más sano y vigoroso. Al hacerlo, gana eficacia biológica si, por ejemplo, el macho más vigoroso da a sus descendientes un cuidado paternal superior, o si porta los alelos resistentes a las enfermedades, que heredarán los descendientes y les ayudarán a asegurar su supervivencia. Así, las hembras obtienen una ventaja reproductiva al elegir a los machos más vistosos, y las características de estos machos ostentosos (incluyendo su exagerado ornamento) se transmitirán a las generaciones subsecuentes.

La selección influye en las poblaciones de tres formas

La selección natural y la selección sexual pueden conducir a patrones diferentes del cambio evolutivo. Los biólogos evolucionistas agrupan dichos patrones en tres categorías (**FIGURA 15-13**).

- La **selección direccional** favorece a los individuos que poseen valores extremos de una característica, y ejerce una selección desfavorable con los individuos promedio y con los individuos situados en el extremo opuesto. Por ejemplo,

FIGURA 15-13 Las tres formas en que la selección influye en una población con el paso del tiempo
Un ejemplo gráfico de las tres formas en que la selección natural y/o sexual, que actúa sobre una distribución normal de fenotipos, puede influir en una población con el paso del tiempo. En todas las gráficas, las áreas de color beige representan a los individuos sobre quienes la selección actúa desfavorablemente, es decir, que no se reproducen con tanto éxito como los individuos de las zonas color púrpura. **PREGUNTA: Cuando la selección es direccional, ¿hay algún límite extremo que tomaría la característica seleccionada? ¿Por qué?**



la selección direccional puede favorecer el tamaño pequeño, y seleccionar desfavorablemente entre los individuos medianos y grandes de una población.

- La **selección estabilizadora** favorece a los individuos con el valor promedio de una característica (por ejemplo, cuerpo de tamaño mediano) y ejerce una selección desfavorable entre individuos con valores extremos.
- La **selección disruptiva** favorece a los individuos en ambos extremos de una característica (por ejemplo, cuerpos de tamaño grande y pequeño), y selecciona desfavorablemente entre individuos con valores intermedios.

La selección direccional desplaza las características en una dirección específica

Si las condiciones ambientales cambian de una forma consistente, una especie puede responder evolucionando en una dirección también consistente. Por ejemplo, si el clima se torna más frío, las especies de mamíferos desarrollarán un pelaje más grueso. En las bacterias la evolución a la resistencia de los antibióticos es un ejemplo de selección direccional (véase la figura 15-13a); cuando los antibióticos están presentes en un ambiente bacteriano de una especie, los individuos con mayor resistencia serán más prolíficos en su reproducción, que aquellos que muestran menos resistencia.

La selección estabilizadora actúa contra los individuos que se desvían demasiado del promedio

La selección direccional no puede continuar indefinidamente. ¿Qué sucede una vez que una especie se adapta satisfactoriamente a un ambiente determinado? Si éste no cambia, la mayoría de las nuevas variaciones que aparezcan serán dañinas. En tales condiciones, esperamos que las especies estén sujetas a la selección estabilizadora, que favorecerá la supervivencia y la reproducción de los individuos promedio (véase la figura 15-13b). Comúnmente la selección estabilizadora ocurre cuando una característica está bajo una presión ambiental opuesta proveniente de dos fuentes diferentes. Por ejemplo, entre las lagartijas del género *Aristelliger*, las más pequeñas tienen dificultades cuando intentan defender sus territorios; pero las más grandes tienen más probabilidades de ser el alimento de los búhos. Como resultado, las lagartijas *Aristelliger* están bajo la selección estabilizadora que favorece tener un cuerpo de tamaño mediano.

Se considera ampliamente que muchas características están bajo la selección estabilizadora. Aunque el cuello largo de las jirafas probablemente se originó bajo la selección direccional sexual para lograr ventaja en los combates entre machos, ahora es probable que estén bajo la selección estabilizadora, como un acuerdo entre la ventaja de ser capaz de ganar combates y la desventaja de ser vulnerable cuando se bebe agua (véase la figura 15-10).

La selección disruptiva adapta a los individuos dentro de una población a los diferentes hábitat

La selección disruptiva (véase la figura 15-13c) puede ocurrir cuando una población habita en una región donde hay más de un tipo de recursos útiles. En tal situación, la mayoría de las características que favorecen la adaptación pueden ser diferentes para cada tipo de recurso. Por ejemplo, la fuente de alimento del pinzón cascanueces de vientre negro (**FIGURA 15-14**), que se encuentra en los bosques de África, incluye tanto las semillas duras como las blandas. Para romper las semillas duras se requiere de un pico largo y resistente, aunque un pico más pequeño y puntiagudo resultaría mejor para alimentarse con las semillas blandas. En consecuencia, dichas aves tienen picos de dos tamaños: pueden tener un pico largo o uno pequeño, pero muy pocas de ellas poseen un pico de tamaño mediano; los individuos con pico de tamaño intermedio viven menos que quienes tienen pico largo o pequeño. La selección disruptiva en estas aves de vientre negro favorece así a las de pico largo y pequeño, pero no aquellas que tienen el pico de tamaño mediano.

Los pinzones cascanueces de vientre negro representan un ejemplo de *polimorfismo equilibrado*, en el cual se conservan dos o más fenotipos en una población. En muchos casos de polimorfismo equilibrado, persisten múltiples fenotipos porque cada uno es favorecido por un factor ambiental específico. Por ejemplo, considera dos formas distintas de la hemoglobina que está presente en algunas poblaciones humanas de África. En tales poblaciones, las moléculas de hemoglobina de individuos homocigotos para un alelo en particular producen una hemoglobina defectuosa que se agrupa en cadenas largas, las cuales distorsionan y debilitan los glóbulos rojos. Esta distorsión causa una enfermedad grave conocida como anemia de las células falciformes, que en ocasiones resulta mortal. Antes del surgimiento de la medicina moderna, los individuos homocigotos del alelo de las células falciformes no sobrevivían lo suficiente para reproducirse. Así que, ¿por qué la selección natural no ha eliminado el alelo?

Lejos de estar eliminado, dicho alelo está presente en casi la mitad de la población en algunas regiones de África. La persistencia del alelo parece ser el resultado de la selección compensadora que favorece a los portadores heterocigotos del alelo. Los individuos heterocigotos, que tienen un alelo de la hemoglobina defectuosa y un alelo de la hemoglobina normal, padecen una anemia leve pero muestran también mayor resistencia a la malaria, una enfermedad mortal que afecta los glóbulos rojos, y que está ampliamente diseminada en África ecuatorial. En regiones de África con alta incidencia de malaria, los individuos heterocigotos sobrevivieron y se reprodujeron con más éxito que cualquier otro tipo de individuos homocigotos. Como resultado, se han preservado tanto el alelo de la hemoglobina normal como el de la anemia falciforme.



FIGURA 15-14 Pinzones cascanueces de vientre negro

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO EVOLUCIÓN DE UNA AMENAZA



En las poblaciones de bacterias, la evolución de la resistencia a los antibióticos, como la bacteria que causa la tuberculosis resistente a múltiples fármacos, es una consecuencia directa de la selección natural aplicada por los antibióticos. Cuando la población de una bacteria causante de una enfermedad comienza a crecer en el organismo humano, los médicos tratan de detener el crecimiento de la población al introducir un antibiótico en el entorno de la bacteria. Aunque muchas bacterias mueren, algunas de las sobrevivientes tienen genomas con un alelo mutante que les confiere resistencia. Las bacterias que portan el "alelo de resistencia" producen una cantidad desproporcionadamente grande de descendientes, los cuales heredan ese alelo. Muy pronto, las bacterias resistentes predominan dentro de la población. Las bacterias resistentes obtienen mucho mayor potencia cuando la presencia de los antibióticos no es consistente, como sucede cuando un paciente con tuberculosis se niega a continuar tomando su medicamento. Durante estos periodos sin antibióticos, las poblaciones de las bacterias resistentes crecen rápidamente y se diseminan a nuevos huéspedes.

Al introducir cantidades masivas de antibióticos en el ambiente de las bacterias, los seres humanos han acelerado el ritmo de la evolución de la resistencia a los antibióticos. En Estados Unidos cada año los médicos extienden más de 100 millones de recetas para tomar antibióticos; los Centros para el Control de Enfermedades estiman que casi la mitad de esas recetas no eran necesarias.

Aunque el uso y abuso de antibióticos es la fuente más importante de la selección natural en la resistencia a los antibióticos, éstos también invaden el entorno fuera de nuestros cuerpos. Los alimentos que consumimos, especialmente la carne, contienen una porción de las 40,000 toneladas de antibióticos que se suministran cada año a los animales de granja. Además, los suelos y el agua de nuestro planeta se están impregnando con los antibióticos que entran al ambiente a causa de los desechos humanos y animales, así como de jabones y detergentes bactericidas que actualmente se utilizan tanto en los hogares y en los centros de trabajo. Como resultado de esta alteración masiva del entorno, ahora las bacterias resistentes se encuentran no sólo en los hospitales y en los organismos de personas enfermas, sino que se han diseminado en nuestros alimentos, agua y suelo. Las bacterias susceptibles están bajo un ataque constante, y las cadenas resistentes tienen poca competencia. En nuestra lucha contra la enfermedad, de manera imprudente hemos ignorado algunos de los principios básicos de la biología evolutiva, por lo cual estamos pagando un precio muy elevado.

Piensa en esto Debido a que la selección natural actúa sólo sobre la variación existente entre fenotipos, la resistencia a los antibióticos no podría evolucionar si en las poblaciones naturales las bacterias no portaran los alelos que les ayudan a resistir los ataques de antibióticos químicos. ¿Por qué dichos alelos están presentes (aun en niveles bajos) en las poblaciones de bacterias? De manera inversa, si los alelos de resistencia son benéficos, ¿por qué son raros en las poblaciones naturales de bacterias?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

15.1 ¿Cómo se relacionan las poblaciones, los genes y la evolución?

La evolución es el cambio en las frecuencias de alelos en la poza génica de una población. Las frecuencias de alelos de una población permanecerán constantes por generaciones sólo si se cumplen las siguientes condiciones: que no haya mutación ni flujo de genes, que la población sea muy grande, que todo el apareamiento sea aleatorio y que todos los genotipos se reproduzcan igualmente bien (es decir, que no haya selección natural). Estas condiciones casi nunca se presentan en la naturaleza. El hecho de comprender lo que sucede cuando no se cumplen ayuda a revelar los mecanismos de la evolución.

15.2 ¿Qué causa la evolución?

- Las mutaciones son cambios no dirigidos y fortuitos en la composición del DNA. Aunque la mayoría de las mutaciones son neutras o dañinas para el organismo, algunas resultan ventajosas en ciertos ambientes. Las mutaciones hereditarias no son comunes y por sí solas no cambian mucho las frecuencias de alelos, aunque aportan la materia prima para la evolución.
- El flujo de genes es el movimiento de alelos entre diferentes poblaciones de especies. El flujo de genes tiende a reducir las diferencias en la composición genética de diferentes poblaciones.
- En cualquier población los sucesos fortuitos eliminan a algunos individuos o evitan que se reproduzcan. Si la población es pequeña, los sucesos fortuitos eliminan el número desproporcionado de individuos que portan un alelo específico; por lo tanto, cambian significativamente la frecuencia de alelos en la población, lo cual es una deriva genética.
- El apareamiento no aleatorio, como el selectivo y por endogamia, puede cambiar la distribución de genotipos de una población, en especial al aumentar la proporción de homocigotos.
- La supervivencia y la reproducción de los organismos está influenciada por sus fenotipos. Puesto que el fenotipo depende, al menos parcialmente, del genotipo, la selección natural tiende a favorecer la reproducción de ciertos alelos a expensas de otros.

Web tutorial 15.1 Agentes del cambio

Web tutorial 15.2 El efecto del cuello de botella

15.3 ¿Cómo funciona la selección natural?

La selección natural es impulsada por las diferencias en el éxito reproductivo entre diferentes genotipos. La selección natural procede de las interacciones de organismos con partes tanto bióticas como abióticas de sus ambientes. Cuando dos o más especies ejercen presiones ambientales mutuas entre sí durante periodos prolongados, ambas evolucionan como respuesta. Dicha coevolución puede resultar de cualquier tipo de relación entre organismos, incluyendo la competencia y la depredación. Los fenotipos que ayudan a los organismos pueden evolucionar mediante la selección sexual.

Web tutorial 15.3 Las tres formas de la selección natural

TÉRMINOS CLAVE

adaptación *pág. 316*
coevolución *pág. 317*
competencia *pág. 317*
cuello de botella poblacional *pág. 312*
depredación *pág. 317*
deriva genética *pág. 310*
efecto fundador *pág. 313*
eficacia biológica *pág. 315*
flujo de genes *pág. 308*
frecuencia de alelos *pág. 307*
mutación *pág. 308*
población en equilibrio *pág. 308*
población *pág. 306*
poza génica *pág. 307*
principio de Hardy-Weinberg *pág. 308*
selección direccional *pág. 319*
selección disruptiva *pág. 320*
selección estabilizadora *pág. 320*
selección natural *pág. 316*
selección sexual *pág. 317*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. ¿Qué es una poza génica? ¿Cómo determinarías las frecuencias de alelos en una poza génica?
2. Define *población en equilibrio.* Describe las condiciones que deben cumplirse para que una población permanezca en equilibrio genético.
3. ¿Cómo afecta el tamaño de una población la probabilidad de cambios en las frecuencias de alelos sólo de manera fortuita? ¿Pueden ocurrir cambios significativos en las frecuencias de alelos (es decir, evolución) como resultado de la deriva genética?
4. Si midieras las frecuencias de alelos de un gen y encontraras grandes diferencias en las proporciones que predice el principio de Hardy-Weinberg, ¿ello probaría que hay selección natural en la población que estás estudiando? Repasa las condiciones que conducen a una población en equilibrio y explica tu respuesta.
5. A la gente le gusta decir que "no se puede probar una negación". Estudia de nuevo el experimento de la figura 15-3, y comenta lo que intenta demostrar.
6. Describe las tres formas en las cuales la selección natural puede afectar a una población con el paso del tiempo. ¿Qué manera es más probable que ocurra en ambientes estables y cuál podría ocurrir en ambientes que cambian con rapidez?
7. ¿Qué es la selección sexual? ¿En qué forma la selección sexual es similar a otras formas de selección natural, y en qué se diferencia?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. En Norteamérica la estatura promedio de los seres humanos adultos ha estado incrementándose constantemente durante décadas. ¿Es esto una selección direccional? ¿Qué datos confirmarían tu respuesta?
2. La malaria es rara en Norteamérica. En poblaciones de afroamericanos, ¿qué pensarías sobre lo que está sucediendo con la frecuencia de alelos de hemoglobina que hace que los glóbulos rojos se enfermen? ¿Cómo determinarías si tu forma de pensar es acertada?
3. En la década de 1940, la población de grullas blancas se redujo a menos de 50 individuos. Pero gracias a las medidas de conservación, su número se está incrementando. ¿Qué problemas evolutivos especiales tienen ahora las grullas blancas que están pasando a través de un cuello de botella poblacional?
4. En muchos países, los expertos en conservación están tratando de diseñar sistemas de parques nacionales, de forma que las "islas" de las áreas naturales (el parque grande) estén conectadas por angostos "corredores" de hábitat sin perturbaciones. La idea es que este arreglo permita a los animales y plantas migrar entre reservas. ¿Por qué dicha migración es tan importante?
5. Una pregunta previa al capítulo 16: Una *especie* son todas las poblaciones de organismos que potencialmente son capaces de aparearse entre sí, pero que están aisladas de otras poblaciones para la reproducción. Empleando el principio de Hardy-Weinberg como punto inicial, ¿qué factores piensas que serían importantes para la división de una sola especie ancestral en dos especies modernas?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Allison, A. C. "Sickle Cells and Evolution". *Scientific American*, agosto de 1956. La historia de la interacción entre la anemia de las células falciformes y la malaria en África.

Dawkins, R. *Climbing Mount Improbable*. Nueva York: Norton, 1996. Un elocuente libro-tributo sobre el poder de la selección natural para diseñar adaptaciones intrincadas. El capítulo acerca de la evolución del ojo es un clásico inmediato.

Dugatkin, L. A. y Godin, J.J., "How Females Choose Their Mates". *Scientific American*, abril de 1998. Una explicación del papel de la hembra para elegir su pareja en la selección sexual.

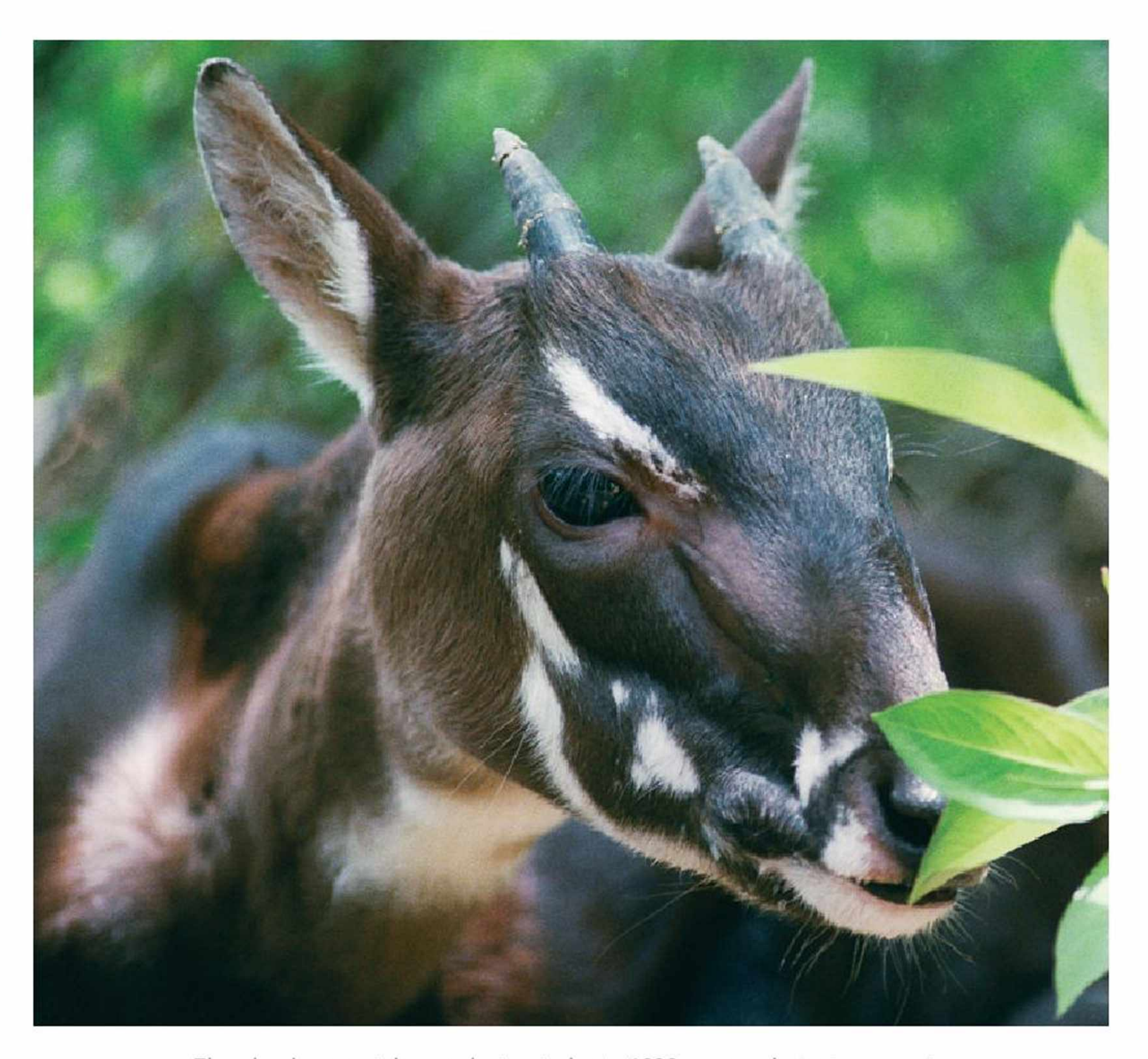
Levy, S. B. "The Challenge of Antibiotic Resistance". *Scientific American*, marzo de 1998. Un excelente resumen de las implicaciones en la salud pública de la resistencia a los antibióticos. Trata también algunas estrategias para aminorar el problema.

Palumbi, S. R. *The Evolution Explosion*. Nueva York: Norton, 2001. Un biólogo evolucionista explora casos de evolución rápida causada por los seres humanos, incluidas la resistencia a los antibióticos y a los pesticidas, así como la evolución de los virus que causan el SIDA.

Rennie, J. "Fifteen Answers to Creationist Nonsense". *Scientific American*, julio de 2002. Un resumen de algunos conceptos erróneos comunes adoptados por los seguidores de la doctrina del creacionismo y la respuesta científica ante ellos.

CAPÍTULO

16 El origen de las especies



El saola, desconocido para la ciencia hasta 1992, es una de tantas especies descubiertas recientemente y que habita en las montañas de Vietnam. El conjunto de especies características del área probablemente surgió durante un periodo de aislamiento geográfico en el pasado.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Un mundo perdido

16.1 ¿Qué es una especie?

Los biólogos necesitan una clara definición de especie

Las especies son grupos de poblaciones que se cruzan entre sí

La apariencia resulta engañosa

16.2 ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre las especies?

Los mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento impiden que especies diferentes se apareen

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento limitan la descendencia híbrida

16.3 ¿Cómo se forman nuevas especies?

La separación geográfica de una población conduce a la especiación alopátrica

Guardián de la Tierra: Hibridación y extinción

El aislamiento ecológico de una población conduce a la especiación simpátrica

En ciertas condiciones, pueden surgir muchas nuevas especies

De cerca: Especiación por mutación

16.4 ¿A qué se debe la extinción?

La distribución localizada y la especialización excesiva aumentan la vulnerabilidad de las especies ante los cambios ambientales

Las interacciones con otros organismos pueden llevar a una especie a su extinción

El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción

Conexiones evolutivas: Los científicos no ponen en duda la evolución

Enlaces con la vida: Los nombres científicos y la vanidad

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Un mundo perdido



ESTUDIO DE CASO UN MUNDO PERDIDO

LAS ESCARPADAS LADERAS EMPAPADAS DE LLUVIA de la cordillera Annamita de Vietnam son remotas e imponentes, envueltas en neblinas tropicales que confieren un aire secreto y misterioso a las montañas boscosas. En efecto, este apartado refugio ocultaba una asombrosa sorpresa biológica: el saola, un mamífero con cuernos y pezuñas desconocido para la ciencia hasta principios de la década de 1990. El descubrimiento de una nueva especie de mamífero grande en estos tiempos fue una gran sorpresa. Luego de siglos de exploración y explotación en todos los rincones de los bosques, desiertos y sabanas del planeta, los científicos estaban seguros de que ninguna especie de mamífero grande había escapado de sus labores de identificación. Al respecto, en 1812 el naturalista francés Georges Cuvier afirmó: "Hay pocas esperanzas de descubrir nuevas especies de cuadrúpedos grandes". No obstante, el saola, de 90 centímetros de alzada hasta el lomo, con un peso de casi 90 kilogramos y cuernos negros de 50 centímetros, permaneció oculto de la mirada de los científicos en los bosques de la cordillera Annamita de Vietnam hasta 1992 (aunque al parecer los miembros de las tribus locales cazaban este animal desde hacía algún tiempo).

A partir del descubrimiento del saola, los científicos han descrito varias especies más de mamíferos (aunque de menor tamaño) en la misma área, entre ellas el muntjac gigante (conocido también como ciervo ladrador) y un extraño conejo de orejas cortas y pelaje con franjas pardas. Recientes investigaciones también han permitido descubrir una docena de nuevas especies de otros vertebrados, que incluyen aves, reptiles, anfibios y peces. Esta ola de descubrimientos ha revelado que las montañas vietnamitas son una especie de mundo perdido de animales. Aislados por el inhóspito terreno y las guerras que hubo en Vietnam durante el siglo XX, los animales de la cordillera Annamita permanecieron desconocidos para los científicos. Sin embargo, ante la creciente atención científica, este mundo perdido queda cada día más al descubierto, y el biólogo curioso quizá se pregunte por qué se han concentrado esas especies encantadoramente desconocidas en este rincón del planeta en particular. Antes de tratar de responder esta pregunta, necesitamos explorar el proceso evolutivo que da origen a nuevas especies.

16.1 ¿QUÉ ES UNA ESPECIE?

Aunque Darwin explicó de manera brillante cómo la evolución da forma a organismos complejos y sorprendentemente bien diseñados, sus ideas no explicaban por completo la diversidad de la vida. En particular, el proceso de selección natural no puede explicar por sí solo cómo los seres vivos llegaron a constituir grupos, cada uno de los cuales se distingue claramente de los demás. Cuando observamos los grandes felinos, no vemos un arreglo continuo de fenotipos del tigre que gradualmente se convierten en un fenotipo de león. Vemos leones y tigres como tipos separados y distintivos, que no se traslapan. Cada tipo distintivo se conoce como una especie.

Los biólogos necesitan una clara definición de especie

Antes de estudiar el origen de las especies es indispensable aclarar nuestra definición del término. A lo largo de casi toda la historia de la humanidad, el concepto de "especie" no ha tenido una definición precisa. Para la mayoría de los europeos que vivieron antes de Darwin, la palabra "especie" se refería simplemente a cada una de las "clases" que resultaron del proceso de la creación narrado en la Biblia. Según este punto de vista, los seres humanos no podían conocer los criterios del Creador, sino sólo tratar de distinguir entre las especies sobre la base de diferencias visibles de estructura. De hecho, la palabra especie significa "apariencia" en latín.

A grandes rasgos, es fácil distinguir las especies mediante comparaciones visuales rápidas. Por ejemplo, los pájaros cantores son claramente distintos de las águilas, las que, a la vez, son obviamente diferentes de los patos. Pero es mucho más difícil distinguir entre especies diferentes de pájaros cantores o de águilas o de patos. ¿En qué criterios se basan los científicos para hacer estas distinciones más precisas?

Las especies son grupos de poblaciones que se cruzan entre sí

En la actualidad, los biólogos definen una **especie** como un grupo de población que evoluciona de manera independiente. Cada especie sigue una trayectoria evolutiva separada porque los alelos no se mueven entre las pozas génicas de especies diferentes. Sin embargo, esta definición no establece claramente una norma para determinar tal independencia evolutiva. La definición más utilizada afirma que las especies son "grupos de poblaciones naturales que se cruzan efectiva o potencialmente, y que están aisladas de otros grupos semejantes desde el punto de vista reproductivo". Esta definición, conocida como el *concepto de especie biológica,* se basa en la observación de que el **aislamiento reproductivo** (es decir, la ausencia de cruzas con miembros de otros grupos) asegura la independencia evolutiva.

El concepto de especie biológica tiene al menos dos limitaciones importantes. La primera es que, puesto que la definición está basada en patrones de reproducción sexual, no nos ayuda a discernir las fronteras entre especies en los organismos que se reproducen asexualmente. En segundo lugar, no siempre resulta práctico, ni siquiera posible, observar directamente si los miembros de dos diferentes especies se cruzan. Por consiguiente, un biólogo que desea determinar si un grupo de organismos constituye una especie separada a menudo tiene que hacerlo sin saber a ciencia cierta si los miembros de un grupo se cruzan con organismos de otros grupos.

A pesar de estas limitaciones del concepto de especie biológica, casi todos los biólogos lo aceptan porque les permite identificar especies de organismos que se reproducen sexualmente. Los científicos que estudian las bacterias y otros organismos cuya reproducción es principalmente asexual deben usar otras definiciones de especie. Pero incluso algunos biólogos que estudian organismos que se reproducen sexualmente prefieren definiciones del concepto que no dependen de una propiedad (como el aislamiento reproductivo) difícil de medir. Se han propuesto varias definiciones alternativas al concepto de especie biológica; una de ellas tiene gran aceptación y se describe en el capítulo 18 (página 377).

La apariencia resulta engañosa

Los biólogos han encontrado que algunos organismos con apariencias muy similares pertenecen a especies diferentes. Por ejemplo, el mosquero barranqueño y el mosquero californiano son tan parecidos que incluso los observadores de aves más experimentados no logran distinguirlos (**FIGURA 16-1**).



a)



b)

FIGURA 16-1 Miembros de especies diferentes pueden tener apariencia similar
a) El mosquero barranqueño y *b)* el mosquero californiano son diferentes especies.

Hasta hace poco, estos pájaros se consideraban una sola especie. Sin embargo, las investigaciones han revelado que los dos tipos de ave no se cruzan y que, de hecho, son dos especies diferentes.

La semejanza superficial en ocasiones oculta especies distintas. Los investigadores descubrieron recientemente que la especie de mariposa conocida hasta ahora como *Astraptes fulgerator* en realidad constituye un grupo de por lo menos 10 especies diferentes. Las orugas de las diversas especies realmente difieren en apariencia, aunque las mariposas adultas son tan parecidas que no se identificaron como especies diferentes durante los dos siglos posteriores a su descripción, cuando se les asignó un nombre.

Pero también se presenta la situación inversa, es decir, las diferencias en apariencia no siempre significan que dos poblaciones pertenezcan a distintas especies. Por ejemplo, las guías de campo publicadas en los años setenta citaban al gorjeador de los mirtos y al gorjeador de Audubon (**FIGURA 16-2**) como especies distintas. Estos pájaros difieren en cuanto a su ámbito geográfico y al color de las plumas de la garganta; sin embargo, los científicos determinaron recientemente que estos pájaros son simplemente variedades locales de la misma especie. La razón para hacerlo es que, cuando sus ámbitos se traslapan, estos gorjeadores se cruzan, y las crías son tan vigorosas y fértiles como sus progenitores.

16.2 ¿CÓMO SE CONSERVA EL AISLAMIENTO REPRODUCTIVO ENTRE LAS ESPECIES?

¿Qué evita que especies diferentes se crucen? Las características que evitan las cruzas y que conservan el aislamiento reproductivo se llaman **mecanismos de aislamiento**. Tales mecanismos ofrecen un claro beneficio a los individuos. Cualquier individuo que se aparee con un miembro de otra especie probablemente no engendrará descendientes (o éstos serán poco aptos o estériles), de manera que sus esfuerzos reproductivos serán vanos o no contribuirán a las futuras generaciones. Así que la selección natural favorece las características que impiden el apareamiento que intente traspasar las fronteras entre especies. Los mecanismos que evitan el apareamiento entre especies se llaman **mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento**.

Cuando los mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento fracasan, o todavía no han evolucionado, los miembros de especies diferentes llegan a aparearse. Sin embargo, si todos los descendientes híbridos resultantes mueren durante su desarrollo, entonces las dos especies continúan aisladas desde el punto de vista reproductivo. Pero aun en el caso de que se produzcan crías híbridas, si éstas son infértiles o menos aptas que sus progenitores, las dos especies continuarán separadas, con poco o ningún flujo de genes entre ellas. Los mecanismos que impiden la formación de híbridos fértiles y vigorosos entre especies se conocen como **mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento**.

Los mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento impiden que especies diferentes se apareen

El aislamiento reproductivo se conserva gracias a una variedad de mecanismos, pero aquellos que impiden los intentos de apareamiento son especialmente efectivos. A continuación describiremos los tipos más importantes de mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento.

El encuentro entre miembros de diferentes especies se dificulta

Los miembros de especies diferentes no pueden aparearse si nunca se acercan uno al otro. El *aislamiento geográfico* impide la cruza entre poblaciones que no entran en contacto porque habitan en lugares diferentes y físicamente separados (**FIGURA 16-3**). Sin embargo, no es posible determinar si dos poblaciones geográficamente separadas constituyen en realidad especies distintas. De llegar a desaparecer la barrera que separa dos poblaciones (por ejemplo, un nuevo canal podría


a)


b)

FIGURA 16-2 En ocasiones, los miembros de una misma especie difieren en apariencia
a) El gorjeador de los mirtos y ***b)*** el gorjeador de Audubon son miembros de la misma especie.



a)



b)

FIGURA 16-3 Aislamiento geográfico Para determinar si estas dos ardillas pertenecen a especies diferentes, debemos averiguar si "se cruzan efectiva o potencialmente". Por desgracia, eso es difícil de saber porque ***a)*** la ardilla de Kaibab vive sólo en el borde norte del Gran Cañón y ***b)*** la ardilla de Abert habita exclusivamente en el borde sur. Estas dos poblaciones están separadas geográficamente, pero son muy similares. ¿Se habrán diferenciado lo suficiente después de su separación para considerarse especies separadas desde el punto de vista reproductivo? Puesto que permanecen geográficamente alejadas, es imposible saberlo.

comunicar dos lagos que antes estaban aislados), las poblaciones reunidas podrían cruzarse libremente y resultaría entonces que no son especies individuales. Si no se cruzan, entonces cabe la posibilidad de que se hayan desarrollado otros mecanismos, como los que se describen más adelante, durante el periodo de aislamiento. Por consiguiente, el aislamiento geográfico se considera generalmente un mecanismo que permite la formación de nuevas especies, no un mecanismo que mantiene el aislamiento reproductivo entre especies.

Diferentes especies ocupan distintos hábitat

Dos poblaciones que difieren en cuanto a sus necesidades de recursos pueden utilizar hábitat diferentes dentro de la misma región general, un fenómeno que se conoce como *aislamiento ecológico*. Por ejemplo, los gorriones de cresta blanca y los de pecho blanco tienen ámbitos que se traslapan extensamente. Sin embargo, el gorrión de pecho blanco frecuenta los matorrales densos, en tanto que el gorrión de cresta blanca habita en campos o praderas y rara vez se adentra en la vegetación densa. Estas dos especies pueden coexistir a unos cuantos cientos de metros una de otra y, sin embargo, encontrarse muy rara vez durante la temporada de apareamiento. Un ejemplo más sorprendente es el de las más de 750 especies de avispa del higo (FIGURA 16-4). Cada especie de esta avispa procrea en los frutos de una especie particular de higo, y los poliniza, de manera que cada especie de higo alberga exclusivamente a una de las especies de avispa polinizadora.

Aunque el aislamiento ecológico puede retardar la cruza, parece poco probable que sea capaz de impedir por completo el flujo de genes. Pero existen otros mecanismos que también contribuyen normalmente al aislamiento reproductivo.

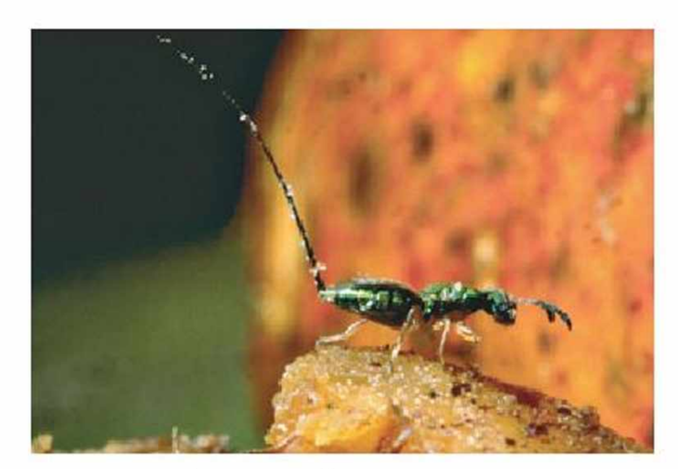


FIGURA 16-4 Aislamiento ecológico
Esta diminuta avispa del higo hembra lleva consigo óvulos fertilizados de un apareamiento que tuvo lugar dentro de un higo. Ahora debe encontrar un árbol de higo de la misma especie, entrar en el fruto en desarrollo a través de un poro, depositar los huevecillos y morir. Sus descendientes saldrán de los huevecillos, se desarrollarán y se aparearán dentro de un higo. Como cada especie de avispa del higo se reproduce sólo en una especie determinada de este fruto, cada especie de avispa está aislada desde el punto de vista reproductivo.

Especies diferentes procrean en distintas épocas

Aun cuando ocupen hábitat similares, dos especies no se aparearán si tienen temporadas de reproducción y procreación diferentes, fenómeno que se conoce como *aislamiento temporal*. Por ejemplo, el grillo de campo de primavera y el grillo de campo de otoño se encuentran en muchas zonas de Norteamérica, pero, como sus nombres sugieren, la primera especie se reproduce en primavera y la segunda en otoño. Como resultado, estas dos especies no se cruzan. En las plantas, las estructuras reproductivas de diferentes especies maduran en



FIGURA 16-5 Aislamiento temporal
Los pinos obispo y los pinos de Monterey, como los que aquí se observan, coexisten en la naturaleza. En el laboratorio producen híbridos fértiles; en su medio natural, en cambio, no se cruzan porque liberan polen en diferentes épocas del año.

distintas temporadas. Por ejemplo, los pinos obispo y los pinos de Monterey coexisten cerca de la ciudad de Monterey, en la costa de California (FIGURA 16-5); sin embargo, estas especies liberan su polen (y tienen los óvulos listos para recibir el polen) en épocas diferentes: el pino de Monterey libera polen al comenzar la primavera y el pino obispo lo hace en verano. Por consiguiente, las dos especies nunca se cruzan en condiciones naturales.

Los rituales de cortejo difieren entre las especies

Entre los animales, los complejos colores y comportamientos de cortejo que tanto fascinan a los observadores humanos han evolucionado no sólo como señales de reconocimiento y evaluación entre machos y hembras, sino que también evitan el apareamiento con miembros de otras especies. Estas señales y comportamientos distintivos crean un *aislamiento de comportamiento.* Los vistosos colores del plumaje y los llamados de las aves canoras machos, por ejemplo, atraen a las hembras de su propia especie; en cambio, a las hembras de otras especies les son totalmente indiferentes. Por ejemplo, las extravagantes plumas y la pose llamativa de un ave del paraíso macho en cortejo son señales notorias de su especie, y hay escasas probabilidades de que las hembras de otra especie se sientan atraídas por equivocación (FIGURA 16-6). Entre las ranas, los machos suelen mostrar una ausencia de discriminación impresionante, pues saltan sobre toda hembra que esté a la vista, cualquiera que sea su especie, cuando sienten el impulso de hacerlo. Las hembras, por el contrario, se acercan sólo a las ranas machos que croan el llamado propio de su especie. Si se encuentran en un abrazo no deseado, las hembras emiten la "llamada de liberación", que induce al macho a soltarlas. En consecuencia, se producen pocos híbridos.

Las diferencias en la estructura de los órganos sexuales frustran los intentos de apareamiento entre especies distintas

En pocos casos, machos y hembras de especies diferentes intentan aparearse, aunque es muy probable que esos intentos fracasen. Entre las especies animales con fecundación interna (en las que el esperma se deposita en el interior del tracto reproductor de la hembra), es posible que los órganos sexuales del macho y de la hembra simplemente no se ajusten entre sí.



FIGURA 16-6 Aislamiento de comportamiento
El despliegue de las señales de cortejo de un ave del paraíso incluye una postura, movimientos, plumaje y sonidos distintivos que no se parecen a los de otras especies de aves del paraíso.

Estructuras corporales incompatibles también imposibilitan la copulación entre especies. Por ejemplo, los caracoles de especies cuyas conchas tienen espirales que se forman hacia el lado izquierdo no podrán copular con caracoles cuyas conchas poseen espirales hacia el lado derecho (FIGURA 16-7). Entre las plantas, las diferencias de tamaño o estructura de la flor impiden la transferencia de polen entre especies, puesto que cada flor atraerá a distintos polinizadores. Los mecanismos de aislamiento de este tipo se agrupan en la categoría de *incompatibilidad mecánica.*

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento limitan la descendencia híbrida

En ciertos casos, el aislamiento anterior al apareamiento fracasa. Cuando esto sucede, miembros de especies diferentes se aparean, y el espermatozoide de una especie puede llegar al óvulo de otra especie. Sin embargo, tales apareamientos por lo general no consiguen engendrar descendientes híbridos vigorosos y fértiles a causa de los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento.

Los espermatozoides de una especie son incapaces de fecundar los óvulos de otra

Incluso cuando un macho consigue inseminar una hembra de una especie diferente, es posible que sus espermatozoides no fecunden los óvulos de la hembra, un mecanismo que se conoce como *incompatibilidad gamética.* Por ejemplo, en los animales con fecundación interna, los fluidos del tracto



a)



b) c)

FIGURA 16-7 Aislamiento mecánico
a) Las conchas de diferentes especies de caracoles se enrollan en diferentes direcciones. Entre las tres especies estrechamente relacionadas que se observan aquí, dos tienen conchas que se enrollan hacia la izquierda y una tiene una concha que se enrolla hacia la derecha. ***b)*** Dos caracoles con enroscados compatibles pueden aparearse, pero ***c)*** caracoles de diferentes especies con enroscados incompatibles no lo logran porque esta diferencia impide que sus genitales (señalados con flechas) se unan.

reproductor de la hembra a menudo debilitan o exterminan los espermatozoides de la otra especie. La incompatibilidad gamética es un mecanismo de aislamiento entre especies especialmente importante, como en los invertebrados marinos y las plantas que se polinizan a través del viento, que se reproducen mediante gametos que se esparcen en el agua o en el aire. Por ejemplo, los espermatozoides de los erizos de mar contienen una proteína que les permite unirse a los óvulos. La estructura de una proteína difiere entre especies, de manera que el espermatozoide de una especie de erizo de mar no puede unirse a los óvulos de otras especies. En los abulones (un tipo de molusco), los óvulos están rodeados por una membrana que puede ser penetrada sólo por espermatozoides que contienen una enzima específica. Cada especie de abulón tiene una versión distintiva de la enzima, de manera que los híbridos son escasos, aun cuando varias especies de abulones coexisten en las mismas aguas y se reproducen durante el mismo periodo. Entre las plantas, una incompatibilidad química similar impide la germinación del polen de una especie que se deposita en el estigma (la estructura que atrapa el polen) de la flor de otra especie.

A veces los descendientes híbridos sobreviven con dificultad

Si se produce la fecundación entre especies, el híbrido resultante con frecuencia es débil o incluso incapaz de sobrevivir; esta situación se denomina *inviabilidad del híbrido*. Los programas genéticos que dirigen el desarrollo de las dos especies pueden ser tan diferentes que los híbridos son abortados en una etapa temprana de su desarrollo. Por ejemplo, en cautiverio, las ranas leopardo pueden ser inducidas a aparearse con las ranas de los bosques; estos apareamientos, por lo general, dan por resultado óvulos fertilizados. Sin embargo, los embriones resultantes no sobreviven más de unos cuantos días.

En otras especies animales, el híbrido tal vez sobreviva, pero manifestará comportamientos que son mezcla de los dos tipos progenitores. Al intentar hacer ciertas cosas como las hace la especie A, y otras a la manera de la especie B, el híbrido queda totalmente sin coordinación y sin la capacidad de reproducirse. Los híbridos entre ciertas especies de periquitos, por ejemplo, experimentan grandes dificultades para aprender a llevar materiales para el nido durante el vuelo, y probablemente no se podrían reproducir en estado silvestre.



FIGURA 16-8 Infertilidad híbrida
Este ligre, un descendiente híbrido de león y tigre, es estéril. Las pozas génicas de las especies de sus padres permanecen separadas.

Los descendientes híbridos podrían ser infértiles

Casi todos los híbridos animales, como la mula (el resultado de la cruza entre una yegua y un burro) o el ligre (una cruza de zoológico entre un león macho y un tigre hembra), son estériles (FIGURA 16-8). La *infertilidad del híbrido* impide que los híbridos transmitan su material genético a una progenie, lo que bloquea el flujo de genes entre las dos poblaciones de los progenitores. Una razón común de la infertilidad de los híbridos es que los cromosomas no se aparean correctamente durante la meiosis, por lo que nunca se forman óvulos ni espermatozoides.

La tabla 16-1 resume los diferentes tipos de mecanismos de aislamiento.

16.3 ¿CÓMO SE FORMAN NUEVAS ESPECIES?

Pese a su exhaustiva exploración del proceso de selección natural, Charles Darwin nunca propuso un mecanismo completo de **especiación**, es decir, del proceso de formación de nuevas especies. Un científico que desempeñó un importante papel en la descripción del proceso de especiación fue Ernst Mayr de la Universidad de Harvard, ornitólogo (especialista en aves) y figura central de la historia de la biología evolutiva. Mayr definió el concepto de especie biológica que mencionamos antes. También fue de los primeros en reconocer que la especiación depende de dos factores que actúan sobre un par de poblaciones: el aislamiento y la divergencia genética.

- *Aislamiento de las poblaciones.* Si los individuos se desplazan libremente entre dos poblaciones, la cruza y el flujo de genes resultante provocarán cambios en una población que pronto se difundirán también en la otra población. Por consiguiente, dos poblaciones no podrán diferenciarse cada vez más a menos que ocurra algo que impida la cruza entre ellas. La especiación depende del aislamiento.

Tabla 16-1 Mecanismos de aislamiento reproductivo
Mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento: factores que impiden que los organismos de dos poblaciones se apareen.
• **Aislamiento geográfico:** las poblaciones no se pueden cruzar porque una barrera física los separa.
• **Aislamiento ecológico:** las poblaciones no se cruzan aun cuando estén dentro de una misma región, porque ocupan distintos hábitat.
• **Aislamiento temporal:** no hay posibilidad de cruza entre poblaciones porque tienen distintas temporadas de apareamiento.
• **Aislamiento de comportamiento:** las poblaciones no se cruzan porque tienen diferentes rituales de cortejo y apareamiento.
• **Incompatibilidad mecánica:** no hay cruza entre dos poblaciones porque sus estructuras reproductoras son incompatibles.
Mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento: factores que impiden, una vez que se ha producido el apareamiento, que los organismos de dos poblaciones tengan descendientes vigorosos y fértiles.
• **Incompatibilidad gamética:** incapacidad de los espermatozoides de una población para fecundar los óvulos de otra población.
• **Inviabilidad del híbrido:** incapacidad de las crías híbridas para sobrevivir hasta su madurez.
• **Infertilidad del híbrido:** menor fertilidad o esterilidad total de los descendientes híbridos de dos poblaciones diferentes.

- *Divergencia genética de las poblaciones.* No basta simplemente con que dos poblaciones estén aisladas. Se convertirán en especies separadas sólo si, durante el periodo de aislamiento adquieren por evolución diferencias genéticas suficientemente considerables. Las diferencias deben ser de tal magnitud que, si las poblaciones aisladas se encontraran de nuevo, ya no podrían cruzarse ni tener descendientes vigorosos y fértiles. Esto significa que la especiación es completa sólo si la divergencia da por resultado la evolución de un mecanismo de aislamiento. Tales diferencias pueden surgir de manera fortuita (deriva genética), especialmente si por lo menos una de las poblaciones aisladas es pequeña (véase el capítulo 15). Las grandes diferencias genéticas también pueden surgir a través de la selección natural, si las poblaciones aisladas experimentan distintas condiciones ambientales.

La especiación siempre requiere del aislamiento seguido de la divergencia, pero estos pasos pueden tener lugar de diversas formas. Los biólogos evolucionistas agrupan las distintas formas de especiación en dos categorías amplias: la **especiación alopátrica**, en la que dos poblaciones están separadas geográficamente una de la otra, y la **especiación simpátrica**, en la que dos poblaciones comparten la misma región geográfica.

La separación geográfica de una población conduce a la especiación alopátrica

La especiación alopátrica origina nuevas especies cuando porciones diferentes de una población quedan separadas físicamente por una barrera infranqueable.

Los organismos podrían colonizar hábitat aislados

Una pequeña población quedará aislada si se desplaza a un nuevo lugar (**FIGURA 16-9**). Por ejemplo, algunos miembros de una población de organismos terrestres podrían colonizar una isla en medio del océano. Los colonizadores podrían ser aves, insectos voladores, esporas de hongos o semillas recién nacidas que son esparcidas por una tormenta. Es posible que más organismos terrestres lleguen a la isla en una "balsa" a la deriva formada por un trozo de vegetación que se desprendió de la costa continental. Sin importar los medios, tal colonización debe ocurrir regularmente, dada la presencia de seres vivos, incluso en las islas más remotas.

El aislamiento por colonización no se limita a las islas. Por ejemplo, es posible que diferentes arrecifes de coral estén separados por millas de océano abierto, de manera que las esponjas, los peces o las algas que habitan en el arrecife que fue acarreado por las corrientes oceánicas a un arrecife distante efectivamente quedarían aislados de sus poblaciones originales. Cualquier hábitat que posee límites, como un lago, la cima de una montaña o el huésped de un parásito, podrá aislar a los nuevos colonizadores.

Los cambios geológicos y climáticos separan a las poblaciones

En ocasiones el aislamiento es el resultado de cambios en el paisaje que separa una población. Por ejemplo, quizá el nivel creciente del mar transforme la cima de una colina costera en una isla, alejando a sus residentes. Las nuevas rocas que proceden de una erupción volcánica quizá dividan un mar o lago y separen a sus poblaciones. Un río que cambia su curso también es capaz de dividir poblaciones, al igual que una cadena montañosa recién formada. Los cambios climáticos, como los que se registraron en las eras glaciales del pasado, pueden cambiar la distribución de la vegetación y dejar varadas porciones de poblaciones en parcelas aisladas de un hábitat apropiado. Seguramente imaginarás muchos otros escenarios que podrían llevar a la subdivisión geográfica de una población.

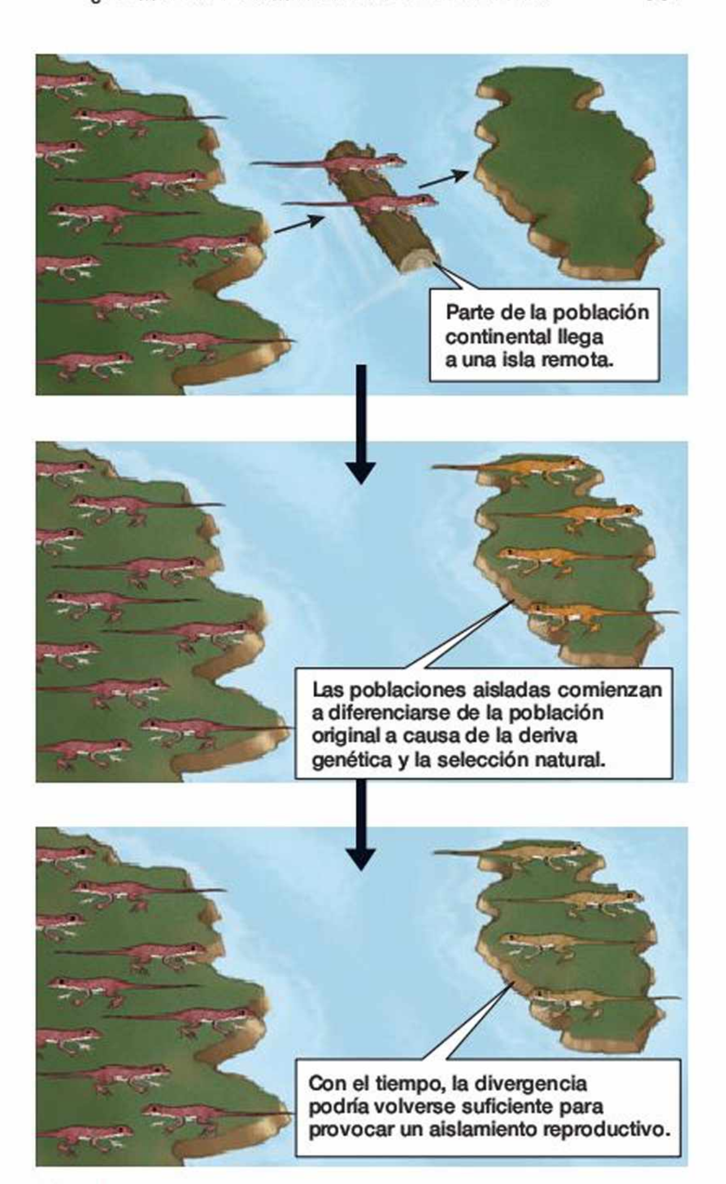


FIGURA 16-9 Aislamiento alopátrico y divergencia
En la especiación alopátrica algunos acontecimientos hacen que una población se divida por medio de una barrera geográfica infranqueable. Una forma de división se efectúa mediante la colonización de una isla remota. Las dos poblaciones, ahora divididas, podrían divergir genéticamente. Si las diferencias genéticas entre las dos poblaciones son lo suficientemente considerables para evitar la cruza, entonces las dos poblaciones constituyen especies diferentes. **EJERCICIO: Elabora una lista de acontecimientos o procesos que podrían causar la subdivisión geográfica de una población. ¿Los elementos de tu lista son suficientes para explicar la formación de los millones de especies que han habitado la Tierra?**

A lo largo de la historia de la Tierra, muchas poblaciones se han dividido por el desprendimiento de trozos de tierra continental. Los continentes flotan sobre roca fundida y len-

GUARDIÁN DE LA TIERRA Hibridación y extinción

La causa principal de la extinción es el cambio ambiental, especialmente la destrucción del hábitat. Sin embargo, algunas especies con pequeñas poblaciones también se ven amenazadas por un peligro menos obvio: la hibridación. Aunque los mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento garantizan que, en su mayoría, los miembros de una especie no se crucen con miembros de otra, los apareamientos entre miembros de diferentes especies son posibles. Este fenómeno y la descendencia híbrida resultante son especialmente comunes en las aves y las plantas.

¿En qué forma resulta peligroso el apareamiento híbrido para las especies en vías de extinción? Recordemos que los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento garantizan que, en la mayoría de los casos, los descendientes híbridos sobrevivan con dificultad y que incluso sean estériles. Ahora imaginemos lo que sucede cuando el contacto entre dos especies produce híbridos, y una de ellas tiene una población mucho menor que la otra. Si los descendientes híbridos no logran sobrevivir y reproducirse, los números de ambas especies disminuirán, pero el descenso tendrá un efecto proporcionalmente más devastador en la población de menor tamaño. Cuando la especie de mayor número se aparea con la especie menos numerosa, el efecto en esta última podría ser grave. Incluso si los descendientes híbridos logran sobrevivir, un elevado número de éstos podría abrumar a la especie menos numerosa, pues, en esencia, la especie abundante la absorbería.

Es más probable que el daño de la hibridación ocurra cuando poblaciones pequeñas anteriormente aisladas entran en contacto con poblaciones más numerosas de una especie estrechamente relacionada. Por ejemplo, la planta *Clarkia lingulata* es extremadamente escasa; se sabe que existe sólo en dos lugares en la Sierra Nevada de California. Por desgracia, hibrida fácilmente con su pariente más abundante, la *Clarkia biloba*, para producir descendencia estéril. Puesto que varias poblaciones de *biloba* crecen cerca de las poblaciones de *lingulata*, la extinción por hibridación es una posibilidad real para esta rara especie.

Las actividades humanas a menudo provocan el contacto entre una especie en vías de extinción y otra más abundante con la cual puede hibridar. Por ejemplo, el pato hawaiano, que se encuentra sólo en las islas de Hawai, se aparea libremente con los ánades reales, una especie de patos no nativa que los cazadores introdujeron en Hawai como una forma de tener más especies disponibles. De manera similar, el lobo de Etiopía (**FIGURA E16-1**), que está en vías de extinción, se ve amenazado por las cruzas con perros salvajes, mientras que el gato montés está en riesgo ante la hibridación con gatos domésticos. En éstos y otros casos, una especie primero disminuye en número a causa de la destrucción del hábitat y luego se vuelve vulnerable al daño ulterior provocado por la hibridación con una especie más numerosa que está presente como resultado de las actividades humanas.



FIGURA E16-1 Lobos de Etiopía
En la actualidad subsisten menos de 500 lobos de Etiopía. Entre las amenazas a su existencia destaca la hibridación con perros salvajes.

tamente se desplazan en la superficie de nuestro planeta. En numerosas ocasiones durante la larga historia de la Tierra, las masas de tierra continental se han roto en fragmentos que posteriormente se alejan (véase la figura 17-11 en la página 357). Cada uno de estos fragmentos debe haber provocado la división de muchas poblaciones. El grupo de aves conocido como ratites, que no vuelan, incluyen el avestruz de África, el ñandú de Sudamérica y el emú de Australia. El antepasado de todas las especies de ratites vivió en el antiguo supercontinente de Gondwana. Cuando este bloque continental se fragmentó, diferentes porciones de una población ancestral de ratites quedaron aisladas en continentes separados y a la deriva.

La selección natural y la deriva genética provocan que poblaciones aisladas se diferencien

Si, por alguna razón, dos poblaciones se vuelven geográficamente aisladas, no habrá flujo de genes entre ellas. Si las presiones de la selección natural difieren en los diversos lugares, entonces es posible que las poblaciones acumulen diferencias genéticas. Por otra parte, surgen diferencias genéticas cuando una o más de las poblaciones separadas son lo suficientemente pequeñas para que haya deriva genética, lo cual resulta especialmente probable a consecuencia de un efecto fundador (en el que unos cuantos individuos quedan aislados del agrupamiento principal de la especie). En uno u otro caso y con el tiempo, las diferencias genéticas entre las poblaciones separadas llegarán a ser lo suficientemente considerables como para imposibilitar su cruza. En ese punto, las dos poblaciones se habrán convertido en especies diferentes. Casi todos los biólogos evolucionistas consideran que el aislamiento geográfico, seguido de especiación alopátrica, ha sido la fuente más común de nuevas especies, en especial entre los animales.

El aislamiento ecológico de una población conduce a la especiación simpátrica

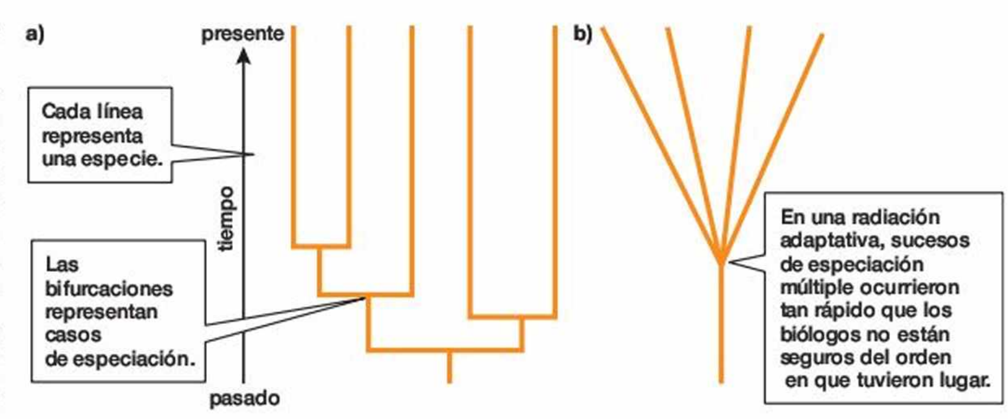
Sólo se requiere el aislamiento genético —limitado flujo de genes— para la especiación, de manera que nuevas especies surgen por especiación simpátrica cuando las poblaciones se vuelven genéticamente aisladas sin que exista separación geográfica (**FIGURA 16-10**). Por ejemplo, si una región geográfica contiene dos tipos distintos de hábitat (cada uno con sus propias fuentes de alimento, lugares adecuados para la crianza, etcétera), los diferentes miembros de una misma especie podrían comenzar a especializarse en un hábitat o en el otro. Si las condiciones son adecuadas, la selección natural en los dos hábitat diferentes conduciría a la evolución de distintos rasgos en los dos grupos. Con el tiempo, estas diferencias podrían volverse suficientemente considerables para evitar que miem-

FIGURA 16-10 Aislamiento simpátrico y divergencia
En la especiación simpátrica algunos acontecimientos impiden el flujo de genes entre dos porciones de una población que permanece en una misma región geográfica. Una forma en la que el aislamiento genético puede ocurrir es cuando una parte de una población comienza a utilizar un recurso que antes no se aprovechaba, por ejemplo, cuando algunos miembros de una población de insectos se mudan a una nueva especie de planta huésped (como ocurrió en la especie de mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella*). Las dos poblaciones ahora aisladas comienzan a divergir genéticamente. Si las diferencias genéticas entre las dos poblaciones llegan a ser suficientemente considerables para impedir la cruza entre ellas, entonces las dos poblaciones constituyen especies distintas. **PREGUNTA: ¿Cómo podrían probar los científicos del futuro si la R. *pomonella* existente para entonces constituye dos especies?**

bros de los dos grupos se crucen entre sí, y la especie que algún día fue una misma quedará dividida en dos. Tal separación parece tener lugar justo frente a los ojos de los biólogos, por así decirlo, en el caso de la mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella*.

La *Rhagoletis* es un parásito del espino americano. Esta mosca deposita sus huevecillos en el fruto del espino; cuando las larvas salen, se comen el fruto. Hace alrededor de 150 años, unos entomólogos (los científicos que estudian los insectos) advirtieron que la *Rhagoletis* había comenzado a infestar

FIGURA 16-11 Cómo interpretar un árbol evolutivo
La historia evolutiva suele representarse mediante *a)* un árbol evolutivo, que es una gráfica en cuyo eje vertical se indica el tiempo. En *b)* un árbol evolutivo que representa una radiación adaptativa, varias líneas parten de un solo punto. Este modelo refleja la incertidumbre de los biólogos acerca del orden en el que tuvieron lugar los acontecimientos de especiación múltiple de la radiación. Conforme se investigue más, será posible remplazar el modelo de "estrella" por un árbol más informativo.



manzanos, introducidos en Estados Unidos provenientes de Europa. En la actualidad, parece ser que la *Rhagoletis* se está dividiendo en dos especies, una que se cría en las manzanas y otra que prefiere los espinos. Los dos grupos han desarrollado diferencias genéticas considerables, algunas de las cuales —como las que influyen en el tiempo necesario para que surjan las moscas adultas— son importantes para la supervivencia en una planta huésped específica.

Las dos clases de moscas se convertirán en dos especies sólo si conservan su separación reproductiva. Es común que los manzanos y los espinos estén muy próximos, y las moscas, al fin y al cabo, pueden volar. Entonces, ¿por qué no se cruzan las moscas de los manzanos y las moscas de los espinos y anulan así toda diferencia genética incipiente? En primer lugar, las moscas hembras depositan habitualmente sus huevecillos en el mismo tipo de fruto en el que se desarrollaron. Los machos también tienden a posarse en el mismo tipo de fruto en el que se criaron. Por consiguiente, los machos que prefieren las manzanas se encuentran con hembras que también gustan de las manzanas. En segundo lugar, las manzanas maduran de dos a tres semanas después que los frutos del espino y los dos tipos de moscas surgen en el momento apropiado, de acuerdo con el fruto huésped que han elegido. Por eso, las dos variedades de mosca tienen muy pocas oportunidades de encontrarse. Si bien los dos tipos de mosca llegan a cruzarse en alguna medida, parece ser que ya van muy avanzados en el camino de la especiación. ¿La conseguirán? El entomólogo Guy Bush sugiere que le pregunten sobre ese asunto de nuevo "en unos cuantos milenios".

La historia de la *Rhagoletis* ilustra cómo los cambios en el hábitat o en los recursos utilizados impulsan la especiación simpátrica. Para conocer otro mecanismo de especiación simpátrica, véase la sección "De cerca: Especiación por mutación".

En ciertas condiciones, pueden surgir muchas nuevas especies

Los mecanismos de especiación y aislamiento reproductivo que describimos conducen a ramas que se bifurcan en el *árbol evolutivo* de la vida, cuando una especie se divide en dos (**FIGURA 16-11a**). En ciertos casos, una especie da origen a muchas especies nuevas en un tiempo relativamente breve (**FIGURA 16-11b**). Este proceso, denominado **radiación adaptativa**, se lleva a cabo cuando varias poblaciones de una sola especie invaden diversos hábitat nuevos y evolucionan en respuesta a las diferentes presiones ambientales de esos hábitat.

La radiación adaptativa ha ocurrido en numerosas ocasiones y en muchos grupos de organismos, por lo general cuando las especies encuentran una gran variedad de hábitat sin ocupar. Por ejemplo, se registraron episodios de radiación adaptativa cuando algunos pinzones caprichosos colonizaron las islas Galápagos, cuando una especie de pez cíclido ancestral llegó al lago Malawi en África, y cuando una especie ancestral de plantas *tarweed* llegó al archipiélago de Hawai (**FIGURA 16-12**). Estos acontecimientos dieron origen a radiaciones adaptativas de las 13 especies de pinzones que Darwin estudió en las Galápagos, más de 300 especies de peces cíclidos en el lago Malawi y 30 especies de plantas *silversword* en Hawai, respectivamente. En estos ejemplos, las especies invasoras no tuvieron que enfrentar competidores, a excepción de otros miembros de sus propias especies, y todos los hábitat y fuentes de alimento disponibles fueron aprovechados por las nuevas especies que evolucionaron a partir de los invasores originales.

16.4 ¿A QUÉ SE DEBE LA EXTINCIÓN?

Todo organismo vivo debe morir tarde o temprano, y lo mismo ocurre con las especies. Al igual que los individuos, las especies "nacen" (mediante el proceso de especiación), persisten durante algún tiempo y luego perecen. El destino final de toda especie es la **extinción**, esto es, la muerte de todos sus integrantes. De hecho, al menos el 99.9 por ciento de todas las especies que alguna vez han existido están extintas en la actualidad. El curso natural de la evolución, puesto al descubierto por el registro fósil, es una continua renovación de las especies, pues unas surgen mientras que otras se extinguen.

Probablemente la causa inmediata de la extinción siempre es un cambio ambiental, ya sea en la parte animada o en la inanimada del medio. Existen dos factores ambientales principales que parecen predisponer una especie a la extinción: la competencia entre las especies y la destrucción del hábitat.

La distribución localizada y la especialización excesiva aumentan la vulnerabilidad de las especies ante los cambios ambientales

Las especies varían considerablemente en cuanto a su ámbito de distribución y, por consiguiente, a su vulnerabilidad a la extinción. Ciertas especies, como la gaviota argéntea, el ciervo de cola blanca y los seres humanos, habitan en continentes enteros, o incluso en todo el planeta; otros, como el pez cacho-









FIGURA 16-12 Radiación adaptativa
Unas 30 especies de plantas silversword habitan en el archipiélago de Hawai. Estas especies no se encuentran en ningún otro sitio, y todas ellas evolucionaron a partir de una sola población ancestral en unos cuantos millones de años. Esta radiación adaptativa ha producido una colección de especies estrechamente relacionadas de diversa forma y apariencia, con un conjunto de características adaptativas para aprovechar los diferentes hábitat de Hawai, que van de las selvas tropicales cálidas y húmedas a las áridas cumbres de los volcanes. **PREGUNTA: Las plantas silversword de Hawai, ¿surgieron por especiación alopátrica o simpátrica?**

rrito del Agujero del Diablo (**FIGURA 16-13**), tienen ámbitos sumamente limitados. Es evidente que si una especie tiene una distribución localizada, cualquier perturbación en el ambiente provocará fácilmente su extinción. Si el Agujero del Diablo se secara como resultado de un cambio climático o a causa de la perforación de pozos en los alrededores, sus peces cachorrito desaparecerían de inmediato. Por el contrario, las especies con dominios extensos no sucumben normalmente ante una catástrofe ambiental local.

Otro factor capaz de aumentar la vulnerabilidad de una especie a la extinción es la especialización excesiva. Cada especie lleva a cabo adaptaciones que le ayudan a sobrevivir y reproducirse en su ambiente. En algunos casos, estas adaptaciones incluyen especializaciones que favorecen la supervivencia en condiciones ambientales específicas y limitadas. La mariposa Karner azul, por ejemplo, se alimenta sólo de lupino azul (**FIGURA 16-14**). Por consiguiente, la mariposa se encuentra sólo donde esa planta crece. Pero el lupino azul se ha vuelto muy escaso en su hábitat de los bosques abiertos y en los claros del noreste de Norteamérica, conforme éstos han cedido el paso a las granjas y otras actividades de desarrollo económico. Si el lupino desaparece, la mariposa Karner azul seguramente se extinguirá también.



FIGURA 16-13 Una distribución muy localizada pone en peligro a las especies
El pez cachorrito del Agujero del Diablo se encuentra en un solo abrevadero alimentado por un manantial del desierto de Nevada. Esta y otras pequeñas poblaciones aisladas están en grave peligro de extinción.

Las interacciones con otros organismos pueden llevar a una especie a su extinción

Como se describió antes, las interacciones como la competencia y la depredación actúan como fuerzas de selección natural. En ciertos casos, estas mismas fuerzas provocan la extinción en vez de la adaptación.



FIGURA 16-14 La especialización extrema coloca en riesgo a las especies
La mariposa Karner azul se alimenta exclusivamente de lupino azul, que se encuentra en los bosques secos y en los claros en el noreste de Estados Unidos. Tal especialización del comportamiento deja a la mariposa extremadamente vulnerable ante cualquier cambio ambiental que pudiera exterminar la especie que constituye su única planta huésped. **PREGUNTA: Si la especialización coloca a una especie en peligro de extinción, ¿cómo podría evolucionar esta característica que implica riesgo?**

DE CERCA Especiación por mutación

En algunos casos, nuevas especies surgen casi instantáneamente a causa de las mutaciones que modifican el número de cromosomas en las células de un organismo. La adquisición de múltiples copias de cada cromosoma se conoce como **poliploidía** y ha sido una causa frecuente de especiación simpátrica en plantas (**FIGURA E16-2**). Como vimos en el capítulo 11, la mayoría de las plantas y animales tienen cromosomas que se aparean, a los que se describe como diploides. Ocasionalmente, sobre todo en las plantas, un óvulo fecundado duplica sus cromosomas, pero no se divide en dos células hijas. La célula resultante se vuelve tetraploide, con cuatro copias de cada cromosoma. Si todas las divisiones celulares posteriores son normales, este cigoto tetraploide dará origen a una planta con células tetraploides. La mayoría de las plantas tetraploides son vigorosas y sanas, y muchas de ellas completan con éxito la meiosis para formar gametos viables. Sin embargo, los gametos son diploides (la meiosis normalmente produce gametos haploides a partir de células diploides). Estos gametos diploides se fusionan con otros gametos diploides para producir descendientes tetraploides, de manera que estos últimos no tienen dificultad para cruzarse con otros tetraploides de esa especie ni para autofecundarse (como hacen muchas plantas).

Sin embargo, si un tetraploide se cruza con un individuo diploide de la especie "progenitora", el resultado no es tan afortunado. Por ejemplo, si un espermatozoide diploide de una planta tetraploide fecunda un óvulo haploide de la especie progenitora, la descendencia será *triploide*, con tres copias de cada cromosoma. Muchos individuos triploides tienen problemas durante su crecimiento y desarrollo. Incluso si la descendencia triploide se desarrolla normalmente, será estéril: cuando una célula triploide intenta realizar la meiosis, el número impar de cromosomas hace imposible el apareamiento de los cromosomas. La meiosis fracasa y no se forman gametos viables. Puesto que la descendencia resultante de los apareamientos diploide-tetraploide es siempre estéril, las plantas tetraploides y sus progenitores diploides forman distintas comunidades reproductivas que no logran cruzarse con éxito. Así, se forma una nueva especie en una sola generación.

¿Por qué la especiación por poliploidía es común en las plantas pero no en los animales? Muchas plantas pueden autofecundarse o reproducirse asexualmente, o presentar ambas modalidades. Si una planta tetraploide se autofecunda, entonces sus descendientes también serán tetraploides. Los descendientes asexuales, por supuesto, son genéticamente idénticos al progenitor y también son tetraploides. En cualquier caso, la nueva planta tetraploide podría perpetuarse y formar una nueva especie. En cambio, la mayoría de los animales no pueden autofecundarse ni reproducirse asexualmente. Por consiguiente, si un animal tuviera un descendiente tetraploide, éste tendría que aparearse con un miembro de la especie diploide progenitora, para producir descendientes triploides, los cuales seguramente serían estériles. La especiación mediante poliploidía es sumamente común en las plantas; de hecho, casi la mitad de todas las especies de las plantas con flor son poliploides y muchas de ellas son tetraploides.

La competencia por los recursos limitados se da en todos los ambientes. Si los competidores de una especie logran mejores adaptaciones por evolución, y si la especie no evoluciona con la rapidez suficiente para seguirles el paso, podría extinguirse. Un ejemplo particularmente notable de extinción por competencia se presentó en América del Sur y comenzó hace aproximadamente 2.5 millones de años. En esa época, el istmo de Panamá se elevó por encima del nivel del mar y formó un puente de tierra entre los territorios que hoy conforman América del Norte y América del Sur. Una vez que los continentes antes separados quedaron comunicados, las especies de mamíferos que habían evolucionado en condiciones de aislamiento en cada continente pudieron mezclarse. Muchas especies expandieron en efecto sus dominios, a medida que los mamíferos de América del Norte emigraron hacia el sur y viceversa. Conforme avanzaba, cada especie encontraba residentes que ocupaban las mismas clases de hábitat y que explotaban los mismos tipos de recursos. El resultado final de la competencia que siguió fue que las especies de América del Norte se diversificaron y experimentaron una radiación adaptativa que desplazó a la mayoría de las especies del sur del continente, muchas de las cuales se extinguieron. Es evidente que la evolución había conferido a las especies de Norteamérica algún conjunto de adaptaciones (aún desconocido) que permitió a sus descendientes explotar con más eficiencia y eficacia los recursos que sus competidores del sur del continente.

El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción

El cambio del hábitat, tanto en la actualidad como en la prehistoria, es la causa individual más importante de las extinciones. La destrucción actual de los hábitat, provocada por las actividades humanas, avanza a un ritmo sin precedentes. Muchos biólogos piensan que actualmente nos encontramos en medio del episodio más acelerado y generalizado de extinción de especies de toda la historia de la vida. La pérdida de selvas tropicales resulta especialmente devastadora para la diversidad de las especies. Hasta la mitad de las especies que actualmente habitan la Tierra podrían desaparecer en los próximos 50 años, conforme las selvas donde habitan son taladas para obtener madera y tierras para el cultivo agrícola y la cría de ganado. En el capítulo 17 analizaremos las extinciones que provocaron los cambios en los hábitat durante la prehistoria.

CONEXIONES EVOLUTIVAS

Los científicos no ponen en duda la evolución

En la prensa no especializada, los conflictos entre los biólogos evolucionistas suelen describirse como conflictos acerca de la evolución misma. En ocasiones leemos declaraciones según las cuales las nuevas teorías están echando abajo la de Darwin y poniendo en duda la realidad de la evolución. Nada podría estar más lejos de la verdad. Pese a ciertas discrepancias acerca de los detalles del proceso evolutivo, los biólogos coinciden de manera unánime en que en el pasado hubo evolución y que ésta todavía se realiza en nuestros días. Lo único que se debate es la importancia relativa de los diversos mecanismos de cambio evolutivo en la historia de la vida en la Tierra, su ritmo, y cuáles fueron las fuerzas más importantes que dirigieron la evolución de una especie determinada. Mientras tanto, los lobos siguen intentando atrapar al caribú más lento, las poblaciones reducidas experimentan deriva genética y los hábitat cambian o desaparecen. La evolución sigue adelante, generando, en palabras de Darwin, "un sinfín de formas bellas y maravillosas".

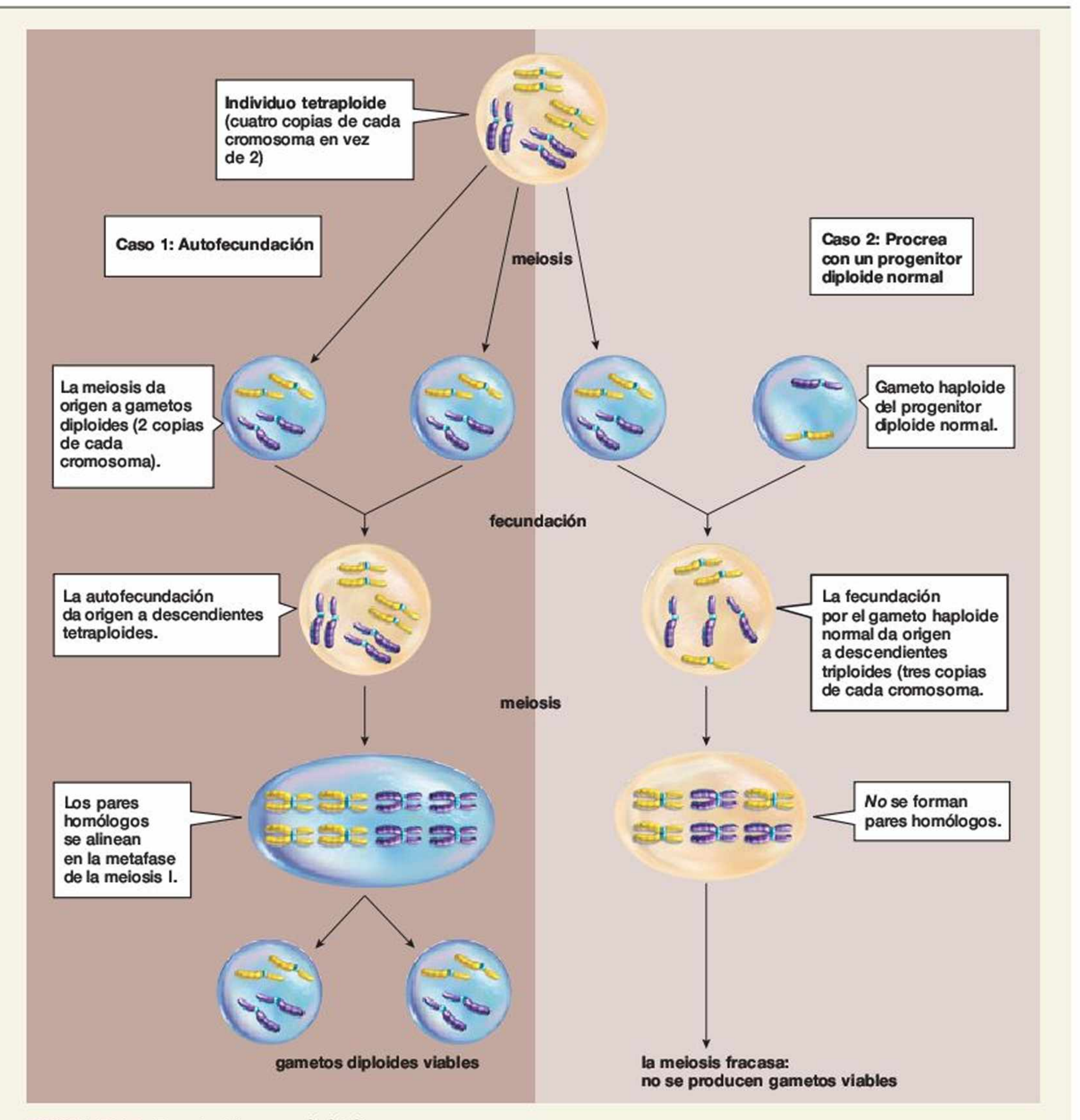


FIGURA E16-2 Especiación por poliploidía
Un mutante tetraploide puede autofecundarse (o cruzarse con otros individuos tetraploides) satisfactoriamente para engendrar una nueva generación de tetraploides, pero los apareamientos entre tetraploides e individuos diploides normales producen sólo descendientes estériles. Es así como los mutantes tetraploides quedan aislados, en el sentido reproductivo, de sus antepasados diploides y pueden constituir una nueva especie.

ENLACES CON LA VIDA Los nombres científicos y la vanidad

¿Estás buscando un regalo especial para un amigo o para tu novio o novia? ¿Por qué no nombrar una especie en honor a esa persona? ¡O mejor nombrarla en honor tuyo! Gracias al proyecto BIOPAT (www.biopat.de), cualquier persona que tenga $3000 disponibles puede quedar inmortalizado en el nombre en latín de una planta o animal descubierto recientemente.

Por lo general, el científico que descubre y describe una nueva especie se encarga de elegir su nombre en latín. Los científicos comúnmente eligen un nombre que describe un rasgo característico de la especie o quizá del lugar donde se encontró. Sin embargo, en ocasiones, se hacen elecciones más caprichosas. Por ejemplo, un caracol descubierto recientemente recibió el nombre de *Bufonaria borisbeckeri*, en honor al tenista alemán Boris Becker, y una rana recibió el nombre de *Hyla stingi* en honor a Sting, la estrella británica de rock. *Agathidium bushi* y *Agathidium cheneyi* son escarabajos nombrados así en honor al presidente y vicepresidente de Estados Unidos.

Si alguien dona dinero al proyecto BIOPAT, el nombre de una nueva especie dependerá enteramente del donador. En agradecimiento por una contribución que apoya los esfuerzos para descubrir y conservar especies en peligro de extinción, los responsables del BIOPAT permiten que el donador elija entre una lista de especies recientemente descubiertas y aún sin nombre; luego idean una denominación en latín para la especie elegida utilizando el nombre del donador y la publican en una revista científica. De esta forma, la denominación se vuelve oficial, como el nombre científico de la nueva especie.

El ejemplo quizá más extraordinario de los derechos del nombre de una especie que se han adquirido es el de un mono recién descubierto (**FIGURA E16-3**), que recibió su nombre en honor a un casino *online*. En agradecimiento por una contribución de $650,000, la nueva especie recibió el nombre de *Callicebus aureipalatii*, cuyo segundo término corresponde al "palacio de oro" en latín. El dinero se utilizará para administrar el parque nacional Madidi en Bolivia, donde se descubrió la nueva especie.



FIGURA E16-3 El mono Palacio de oro recibió este nombre en honor a un casino

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO UN MUNDO PERDIDO



Una posible explicación de la peculiar colección de especies que habitan en la cordillera Annamita de Vietnam se encuentra en la historia geológica de la región. Durante las edades de hielo que se registraron repetidamente en el último millón de años, el área cubierta de selvas tropicales debe haberse reducido de manera drástica. Los organismos que dependían de las selvas para sobrevivir habrían quedado restringidos a las "islas" de selva y lejos de sus semejantes atrapados en otros pedazos de selva. Lo que hoy es la región de la cordillera Annamita fue quizá una selva aislada durante los periodos de avance de los hielos. Como vimos en este capítulo, este tipo de aislamiento prepara el terreno para la especiación alopátrica, y pudo haber creado las condiciones que dieron origen al saola, al muntjac gigante, al conejo rayado y a otros singulares moradores de las selvas vietnamitas.

Irónicamente, descubrimos el mundo perdido de los animales vietnamitas en un momento en que ese mundo está en grave peligro de desaparecer. El desarrollo económico de Vietnam ha llevado la explotación maderera y la minería a regiones aún más remotas del país, y las selvas de la cordillera Annamita son taladas a un ritmo sin precedentes. El crecimiento de la población humana en esa región implica una cacería intensiva de los animales locales; casi todo lo que sabemos sobre el saola proviene de cadáveres encontrados en los mercados locales. Todos los mamíferos recién descubiertos en Vietnam son muy escasos e incluso los cazadores locales los ven con poca frecuencia. Por fortuna, el gobierno vietnamita ha establecido un cierto número de parques nacionales y reservas naturales en regiones clave. Sólo el tiempo nos dirá si estas medidas son suficientes para asegurar la supervivencia de los misteriosos mamíferos de la cordillera Annamita.

Piensa en esto La fundación *The All Species* es una organización no lucrativa que tiene el objetivo de encontrar y nombrar todas las especies no descubiertas dentro de los próximos 25 años. De acuerdo con la fundación, esta tarea "merece ser una de las grandes metas científicas del nuevo siglo". La fundación estima que esta labor costará entre $700 y $2000 por cada especie, considerando que quizá existan millones de especies aún sin descubrir. ¿Crees que la búsqueda de especies no descubiertas debería continuar? ¿Qué valor o beneficio podría tener para los seres humanos la búsqueda de nuevas especies?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

16.1 ¿Qué es una especie?

Según el concepto de especie biológica, ésta se define como todas las poblaciones de organismos que son potencialmente capaces de cruzarse en condiciones naturales y que están aisladas desde el punto de vista reproductivo de otras poblaciones.

16.2 ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre especies?

El aislamiento reproductivo entre especies se conserva mediante uno o varios mecanismos, conocidos en conjunto como mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento y mecanismos de

aislamiento posteriores al apareamiento. Entre los primeros se cuentan el aislamiento geográfico, el aislamiento ecológico, el aislamiento temporal, el aislamiento de comportamiento y la incompatibilidad mecánica. Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento incluyen la incompatibilidad gamética, la inviabilidad y la infertilidad del híbrido.

16.3 ¿Cómo se forman nuevas especies?
La especiación, esto es, la formación de especies nuevas, tiene lugar cuando el flujo de genes entre dos poblaciones se reduce o se elimina y las poblaciones divergen genéticamente. Lo más común es que la especiación se deba al aislamiento geográfico y a la posterior divergencia genética de las poblaciones separadas por deriva genética o selección natural.

Web tutorial 16.1 El proceso de especiación

Web tutorial 16.2 Especiación alopátrica

Web tutorial 16.3 Especiación mediante poliploidía

16.4 ¿A qué se debe la extinción?
Entre los factores que provocan la extinción, es decir, la muerte de todos los integrantes de una especie, se incluyen la especialización excesiva, la competencia entre especies y la destrucción del hábitat.

TÉRMINOS CLAVE

aislamiento reproductivo *pág. 326*
especiación *pág. 330*
especiación alopátrica *pág. 331*
especiación simpátrica *pág. 331*
especie *pág. 326*
extinción *pág. 334*
mecanismo de aislamiento *pág. 327*
mecanismo de aislamiento anterior al apareamiento *pág. 327*
mecanismo de aislamiento posterior al apareamiento *pág. 327*
poliploidía *pág. 336*
radiación adaptativa *pág. 334*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Define los siguientes términos: *especie, especiación, especiación alopátrica* y *especiación simpátrica*. Explica cómo funcionarían las especiaciones alopátrica y simpátrica, y cita un ejemplo hipotético de cada una.
2. Muchas de las especies de robles de la región central y oriental de Estados Unidos hibridan (es decir, se cruzan). ¿Se trata de "especies verdaderas"?
3. Repasa el material sobre la posibilidad de especiación simpátrica en las variedades de *Rhagoletis* que se crían en las manzanas o en los espinos. ¿Qué tipo de datos genotípicos, fenotípicos o de comportamiento te convencerían de que las dos formas han llegado a ser especies individuales?
4. Un fármaco llamado *colchicina* afecta las fibras del huso mitótico e impide la división celular una vez que los cromosomas se han duplicado al comienzo de la meiosis. Describe cómo usarías la colchicina para producir una nueva especie poliploide de tu flor de jardín favorita.
5. ¿Cuáles son los dos tipos principales de mecanismos de aislamiento reproductivo? Cita ejemplos de cada uno y describe cómo funcionan.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. El concepto de especie biológica carece de significado en relación con los organismos asexuales, y es difícil aplicarlo a los organismos extintos que conocemos sólo en forma de fósiles. Intenta proponer una definición útil y con sentido del concepto de especie, aplicable a todas las situaciones.
2. Las variedades sin semilla de frutas y hortalizas, creadas por los cultivadores, son triploides. Explica por qué carecen de semillas.
3. ¿A qué podría deberse que haya tantas especies *endémicas* —es decir, especies que no se encuentran en ninguna otra parte del mundo— en las islas? ¿Por qué la abrumadora mayoría de las extinciones recientes tuvieron lugar en islas?
4. Un biólogo que conoces afirma que el hecho de que los seres humanos estén reduciendo otras especies a poblaciones pequeñas y aisladas es algo positivo para la biodiversidad, pues éstas son las condiciones que dan origen a nuevos casos de especiación. ¿Qué comentarios tienes al respecto?
5. El sur de Wisconsin es el hogar de varias poblaciones de ardilla gris *(Sciurus carolinensis)* con pelaje negro. Planea un estudio para establecer si se trata en realidad de especies diferentes.
6. Es difícil recopilar datos sobre casos de especiación en el pasado o llevar a cabo experimentos interesantes sobre el proceso de especiación. ¿Esta dificultad convierte en una labor "no científica" el estudio de la especiación? ¿Deberíamos dejar de estudiarla?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Eldredge, N. *Fossils: The Evolution and Extinction of Species*. Nueva York: Abrams, 1991. Un reporte bellamente ilustrado del enfoque de un paleontólogo para examinar e interpretar el pasado, incluyendo los sucesos de especiación.

Levin. D. A. "Hibridization and Extinction". *American Scientist*, mayo-junio de 2002. Un análisis de los efectos de las cruzas en la conservación de especies con escasa población.

Quammen, D. *The Song of the Dodo*. Nueva York: Scribner, 1996. Una exposición bellamente escrita de la biología de las islas. La lectura de este libro nos permite comprender por qué las islas se consideran los "laboratorios naturales de la especiación".

Schilthuizen, M. *Frogs, Flies, and Dandelions: Speciation-The Evolution of New Species*. Oxford: Oxford University Press, 2001. Un resumen ameno y de fácil lectura de las ideas más recientes en biología en torno a las especies y la especiación.

Sterling, E., Hurley, M. y Bain, R. "Vietnam's Secret Life". *Natural History*, marzo de 2003. Un recuento con hermosas ilustraciones de las especies encontradas recientemente en los bosques montañosos de Vietnam.

Wilson, E. O. *The Diversity of Life*. Nueva York: Norton, 1992. Una elegante descripción de cómo surgen las especies, cómo desaparecen y de las razones por las que deberíamos preservarlas.

UNIDAD 4

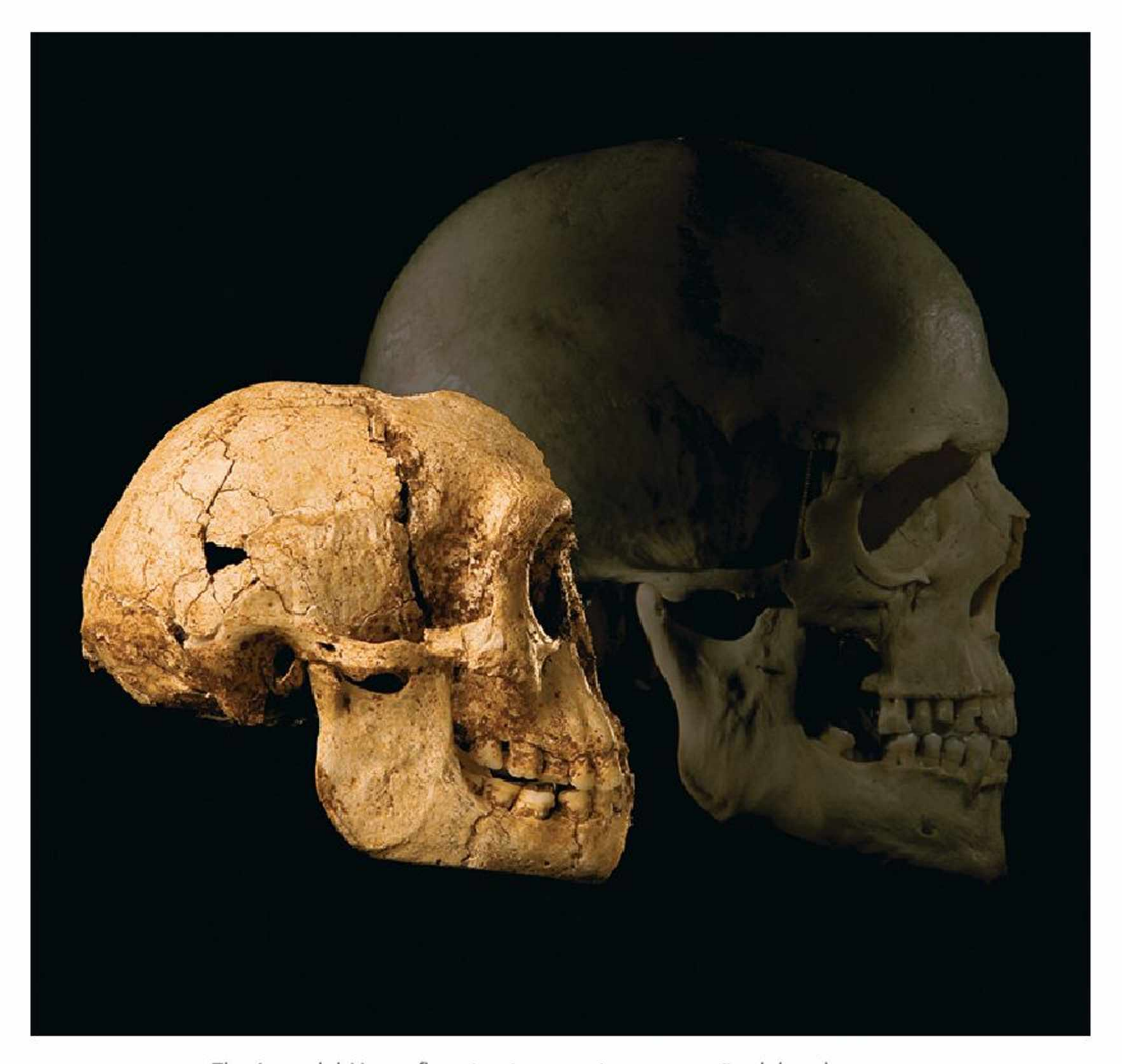
Historia evolutiva de los seres vivos



Los fósiles recién descubiertos de dinosaurios con plumas como el *Caudipteryx* (cuya reconstrucción por un artista se muestra aquí) ofrecen sólidos indicios de que las aves actuales descienden de antepasados de dinosaurios.

CAPÍTULO

17 Historia de la vida



El cráneo del *Homo floresiensis*, un pariente pequeño del ser humano, descubierto recientemente, se observa diminuto en comparación con el cráneo de un *Homo sapiens* moderno.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Gente pequeña, historia grande

17.1 ¿Cómo empezó la vida?

Los experimentos refutaron la generación espontánea

Los primeros organismos vivos surgieron de los no vivos

El RNA pudo haber sido la primera molécula en autorreplicarse

Las microesferas membranosas pudieron haber encerrado las ribozimas

Pero, ¿realmente sucedió todo esto?

17.2 ¿Cómo eran los primeros organismos?

Los primeros organismos fueron procariotas anaerobios

Algunos organismos adquirieron la capacidad de captar la energía solar

La fotosíntesis aumentó la cantidad de oxígeno en la atmósfera

El metabolismo aeróbico surgió como respuesta a la crisis del oxígeno

Algunos organismos adquirieron organelos encerrados en membranas

Investigación científica: ¿Cómo sabemos qué tan antiguo es un fósil?

17.3 ¿Cómo eran los primeros organismos multicelulares?

Algunas algas se volvieron multicelulares

La diversidad animal surgió en la era precámbrica

17.4 ¿Cómo llegó la vida a la tierra firme?

Algunas plantas se adaptaron a la vida en tierra firme

Algunos animales se adaptaron a la vida en tierra firme

17.5 ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida?

La historia de la evolución ha estado marcada por extinciones periódicas en masa

El cambio climático contribuyó con las extinciones en masa

Los sucesos catastróficos pudieron haber causado las peores extinciones en masa

17.6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

Los seres humanos heredaron algunas adaptaciones de antiguos primates para vivir en los árboles

Los fósiles del homínido más antiguo provienen de África

Los homínidos más antiguos podían mantenerse en pie y caminar erguidos

Varias especies de *Australophitecus* surgieron en África

El género *Homo* se derivó del australopitecino hace 2.5 millones de años

La evolución del *Homo* estuvo acompañada por adelantos en la tecnología de las herramientas

Los hombres de Neanderthal tenían cerebros grandes y excelentes herramientas

Los seres humanos modernos surgieron hace menos de 200,000 años

Varias oleadas de homínidos emigraron de África

El origen evolutivo de los cerebros grandes quizás esté relacionado con el consumo de carne

El origen evolutivo de la conducta humana es altamente especulativo

La evolución cultural de los seres humanos es ahora mucho más rápida que la evolución biológica

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO
Gente pequeña, historia grande



ESTUDIO DE CASO GENTE PEQUEÑA, HISTORIA GRANDE

EL TRABAJO DE LOS PALEONTÓLOGOS, que son los científicos que estudian los fósiles, llega a ser algo tedioso. Un paleontólogo dedica meses, incluso años, a excavar lentamente en la tierra en lugares muy remotos, separando laboriosa y cuidadosamente los objetos pequeños que encuentra en el terreno y en los escombros. Si todo marcha bien, ese trabajo producirá nueva información que se sume a nuestros conocimientos sobre la historia de la evolución de la vida. Y de cuando en cuando, un paleontólogo concienzudo descubrirá algo verdaderamente sorprendente.

Un pequeño grupo de paleontólogos lograron un descubrimiento así cuando investigaban debajo del terreno de una cueva en la isla indonesia de Flores. A la mitad de una excavación tenaz, los investigadores encontraron —con gran satisfacción— el esqueleto fosilizado de lo que en un principio creían era un niño. Sin embargo, un examen más minucioso del esqueleto indicó que se trataba de un adulto completamente desarrollado, cuya estatura no sobrepasaba los 90 centímetros. Los investigadores bautizaron a esa criatura extraordinaria con el apodo de "Hobbit", y la transportaron a su laboratorio para realizar exámenes más a fondo.

A diferencia de los seres humanos pequeños de la actualidad, como los pigmeos o los enanos por deficiencia de la hormona del crecimiento producida por la pituitaria, "Hobbit" tenía un cerebro muy pequeño, más diminuto que el de un chimpancé normal. Así que "Hobbit" no era simplemente un *Homo sapiens* pequeño. Pruebas posteriores descartaron la posibilidad de que la corta estatura de "Hobbit" se debiera a una enfermedad o a un defecto genético. Los investigadores llegaron a la conclusión de que era un pariente humano de una especie desconocida hasta entonces, a la que nombraron *Homo floresiensis*.

Los huesos del espécimen *H. floresiensis* tienen aproximadamente 18,000 años de antigüedad. Los científicos consideraban que, hace 18,000 años, éramos los únicos miembros sobrevivientes del árbol genealógico humano. No obstante, ahora parece muy claro que compartimos la Tierra con parientes cercanos hasta hace relativamente poco tiempo. Es posible que en las selvas de la isla Flores, la gente se haya encontrado con los miembros de otra especie humana diminuta, y quizá todavía se descubran otros parientes humanos.

Aunque el relato del *H. floresiensis* tiene un significado especial en nuestra visión del mundo centrada en el ser humano, se trata sólo de una hebra de entre los millones que conforman la historia de la evolución de la vida. Así que dirigiremos la atención de nuestro primo "Hobbit" a un breve viaje hacia alguno de los eventos más importantes de la historia de la vida.

17.1 ¿CÓMO EMPEZÓ LA VIDA?

El pensamiento pre-darwiniano sostenía que, hacía unos cuantos miles de años, Dios había creado de forma simultánea a todas las especies conocidas. Además, hasta el siglo XIX la mayoría de la gente creía que los nuevos miembros de las especies surgían todo el tiempo gracias a la **generación espontánea**, tanto de la materia inanimada como de otras formas de vida no relacionadas. En 1609 un botánico francés escribió: "Hay un árbol [...] que se ve frecuentemente en Escocia. De este árbol caen hojas: en un lado chocan contra el agua y luego lentamente se transforman en peces; por el otro lado caen al suelo y se convierten en aves". En los escritos de la Edad Media abundan observaciones similares. Se creía que los microorganismos brotaban espontáneamente del caldo, que los gusanos aparecían de la carne y que los ratones surgían de la mezcla de camisas sudadas y trigo.

Los experimentos refutaron la generación espontánea

Recordarás que en el capítulo 1 vimos que, en 1668, el médico italiano Francesco Redi rechazó la hipótesis que relacionaba los gusanos con la carne, simplemente al mantener a las moscas (cuyos huevecillos se vuelven larvas) lejos de la carne sin contaminar. A mediados del siglo XIX, Louis Pasteur en Francia y John Tyndall en Inglaterra refutaron la idea del caldo que produce microorganismos (**FIGURA 17-1**). Aunque el trabajo de ambos destruyó de manera definitiva la creencia en la generación espontánea, no resolvió la pregunta de cómo se originó la vida en la Tierra. O bien, como lo expresó el bioquímico Stanley Miller, "Pasteur nunca probó que ello no sucedió una vez, pues sólo demostró que esto no sucede todo el tiempo".

Los primeros organismos vivos surgieron de los no vivos

Durante casi medio siglo, el tema se mantuvo latente. Con el tiempo, los biólogos volvieron a retomar la pregunta del origen de la vida. En las décadas de 1920 y 1930, Alexander Oparin en Rusia y John B. S. Haldane en Inglaterra observaron que la actual atmósfera rica en oxígeno no habría permitido la formación espontánea de las complejas moléculas orgánicas necesarias para la vida. El oxígeno reacciona de inmediato con otras moléculas rompiendo los enlaces químicos. Así, un ambiente rico en oxígeno tiende a mantener separadas las moléculas.

Oparin y Haldane especularon que la atmósfera de la joven Tierra habría contenido muy poco oxígeno y que, en tales condiciones atmosféricas, las complejas moléculas orgánicas surgieron gracias a reacciones químicas ordinarias. Algunos tipos de moléculas lograron sobrevivir mejor que otras en un ambiente sin vida de la joven Tierra y, por lo tanto, serían más comunes con el paso del tiempo. Esta versión química de la "supervivencia del más apto" se llama evolución *prebiótica* (que significa "antes de la vida"). En las circunstancias consideradas por Oparin y Haldane, la evolución prebiótica química dio origen a moléculas cada vez más complejas y, a la larga, a los organismos vivos.

Las moléculas orgánicas pueden formarse espontáneamente en condiciones prebióticas

Inspirados por las ideas de Oparin y Haldane, en 1951 Stanley Miller y Harold Urey se dieron a la tarea de simular la evolución prebiótica en el laboratorio. Ellos sabían que, basándose en la composición química de las rocas que se formaron al inicio de la historia de la Tierra, los geoquímicos llegaron a la conclusión de que la atmósfera primigenia prácticamente no contenía gas oxígeno; pero que sí contenía otras sustancias, como metano, amoniaco, hidrógeno y vapor de agua. Miller y Urey simularon una atmósfera sin oxígeno de la incipiente Tierra al mezclar estos componentes en un matraz. Una descarga eléctrica sustituyó la energía intensa de las tormentas eléctricas que había en aquella Tierra. Con su experimento microcósmico, los investigadores encontraron que aparecían moléculas orgánicas sencillas después de unos cuántos días (**FIGURA 17-2**). Experimentos similares realizados por Miller y otros produjeron aminoácidos, proteínas cortas, nucleótidos, trifosfato de adenosina (ATP) y otras moléculas características de los seres vivos.

En años recientes, nuevas evidencias convencieron a la mayoría de los geoquímicos de que la composición real de la atmósfera terrestre primigenia quizá difería de la mezcla de gases que se usaron en el experimento pionero de Miller y Urey. Esta mejor comprensión de la atmósfera primitiva, sin

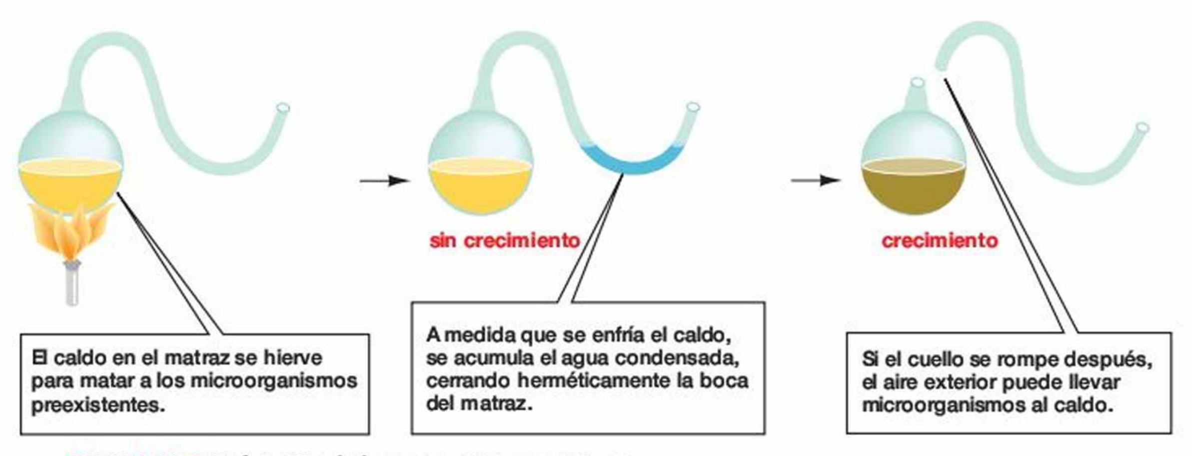


FIGURA 17-1 Refutación de la generación espontánea
El experimento de Louis Pasteur refutó la generación espontánea de microorganismos en un caldo.

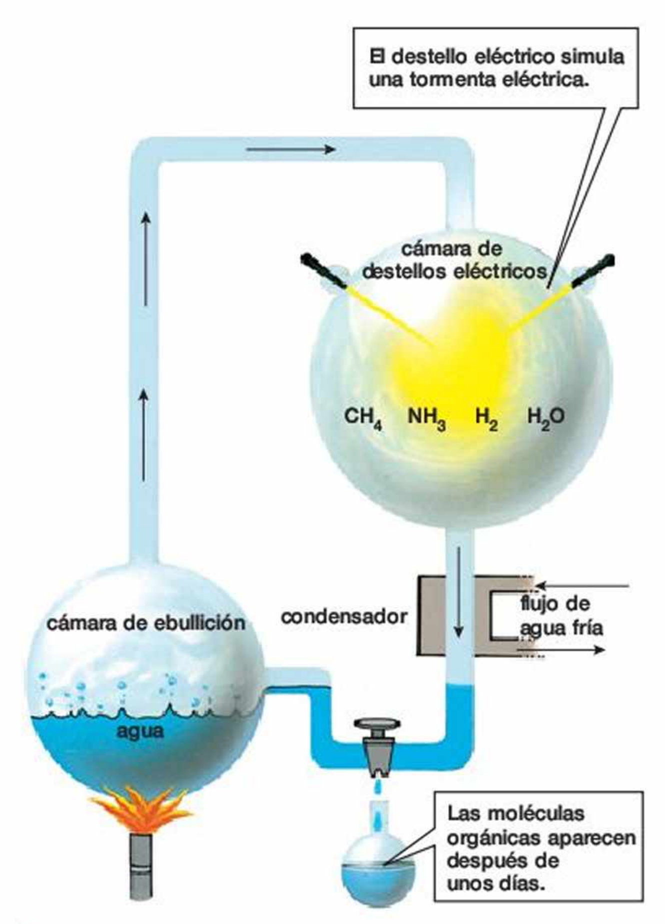


FIGURA 17-2 Aparato del experimento de Stanley Miller y Harold Urey

Como las etapas más remotas de la vida no dejaron fósiles, los historiadores que se ocupan de la evolución desarrollaron una estrategia para reproducir en el laboratorio las condiciones que quizás hayan prevalecido en la Tierra primitiva. La mezcla de gases en la cámara de destellos simula la atmósfera primigenia de la Tierra. **PREGUNTA: ¿Cómo resultaría este experimento si se agregara oxígeno en la cámara de destellos?**

embargo, no ha socavado el descubrimiento fundamental logrado por el experimento de Miller y Urey. Asimismo, otros experimentos con atmósferas simuladas más reales (también sin oxígeno) produjeron moléculas orgánicas. Tales experimentos demostraron que la electricidad no es la única fuente de energía adecuada. Otras fuentes de energía disponibles en la incipiente Tierra, como el calor o la luz ultravioleta (UV), también mostraron que estimulan la formación de moléculas orgánicas en simulaciones experimentales de las condiciones prebióticas. Así, aunque nunca sepamos exactamente cómo era la atmósfera inicial, podemos estar seguros de que las moléculas orgánicas se formaron de manera espontánea en la Tierra primigenia.

Las moléculas orgánicas adicionales probablemente vinieron del espacio cuando los meteoritos y fragmentos de cometas se estrellaron contra la corteza terrestre. Los análisis actuales, realizados a los meteoritos recuperados de los cráteres que formaron al impactarse con la Tierra, revelan que algunos de ellos contienen relativamente altas concentraciones de aminoácidos y otras moléculas orgánicas sencillas. Los experimentos de laboratorio sugieren que quizá tales moléculas se formaron en el espacio interestelar antes de llegar a la Tierra. Cuando se supo que las moléculas pequeñas están presentes en el espacio, éstas se sometieron a condiciones parecidas a las del espacio, como temperatura y presión muy bajas, y se bombardearon con luz ultravioleta, por lo que se produjeron moléculas orgánicas más grandes.

Las moléculas orgánicas se pueden acumular en condiciones prebióticas

La síntesis prebiótica no era muy eficiente ni muy rápida. No obstante, en unos cuantos cientos de millones de años, grandes cantidades de moléculas orgánicas se acumularon en los océanos de la Tierra primitiva. Actualmente, la mayoría de las moléculas orgánicas tienen una vida breve porque, o bien son digeridas por los organismos vivientes o reaccionan con el oxígeno atmosférico. Sin embargo, como la joven Tierra carecía de vida y de oxígeno, las moléculas no estaban expuestas a dichas amenazas.

Incluso, tal vez las moléculas prebióticas hayan estado amenazadas por la alta energía de la radiación solar ultravioleta, porque la incipiente Tierra carecía de una capa de ozono, la cual es una región elevada de la atmósfera actual que está enriquecida con moléculas de ozono (O_3), que absorben algo de la luz solar ultravioleta antes de que llegue a la superficie terrestre. Antes de que se formara la capa de ozono, el bombardeo UV debió ser intenso. La radiación ultravioleta, como hemos visto, puede brindar energía para la formación de moléculas orgánicas; no obstante, también puede romperlas. Algunos lugares, sin embargo, como los que se encuentran debajo de arrecifes rocosos o aun en el fondo de los mares poco profundos, quizá hayan estado protegidos de la radiación ultravioleta. En tales lugares es posible que se hayan acumulado las moléculas orgánicas.

La arcilla pudo estimular la formación de moléculas orgánicas más grandes

En la siguiente etapa de la evolución prebiótica, las moléculas sencillas se combinaron para formar moléculas más grandes. Las reacciones químicas que formaron las moléculas más grandes necesitaron que las moléculas que reaccionaron se unieran estrechamente. Los científicos proponen varios procesos mediante los cuales las altas concentraciones requeridas pudieron haberse logrado en la Tierra primigenia. Una posibilidad es que las moléculas pequeñas se acumularan en la superficie de partículas de arcilla, las cuales pueden tener una pequeña carga eléctrica que atrae a las moléculas disueltas con la carga opuesta. Agrupadas en una partícula de arcilla, las moléculas pequeñas quizás hayan estado lo suficientemente apretadas como para permitir las reacciones químicas entre sí. Los investigadores han demostrado la verosimilitud de estas circunstancias con experimentos, donde agregan arcilla a soluciones en las cuales se disolvieron pequeñas moléculas biológicas, que estimulan la formación de moléculas más grandes y más complejas. Dichas moléculas pudieron haberse formado sobre la arcilla en el fondo de los océanos o lagos de la Tierra primitiva, y continuaron formando los bloques que constituyeron a los primeros organismos vivos.

El RNA pudo haber sido la primera molécula en autorreplicarse

Aunque todos los organismos vivos emplean el DNA para codificar y almacenar información genética, es improbable que el DNA fuera la molécula de información más primitiva. El DNA puede autorreplicarse sólo con la ayuda de enzimas proteínicas grandes y complejas; no obstante, las instrucciones para construir estas enzimas se codifican en el DNA mismo. Por tal razón, el origen del papel que juega el DNA como molécula para almacenamiento de información de la vida plantea el enigma "del huevo o la gallina". El DNA requiere de proteínas, pero éstas a la vez requieren del DNA. Por ello, es difícil construir un escenario verosímil para el origen del DNA autorreplicante a partir de moléculas prebióticas; por lo tanto, es probable que el sistema actual de almacenamiento de información basado en el DNA haya evolucionado a partir de un sistema anterior.

El principal candidato para la primera molécula de información autorreplicante es el RNA. En la década de 1980, Thomas Cech y Sidney Altman, cuando trabajaban con el organismo unicelular *Tetrahymena,* descubrieron una reacción celular que era catalizada no por una proteína, sino por una molécula de RNA pequeña. Debido a que esta molécula de RNA especial realizaba una función que previamente se creía sólo efectuaban las enzimas proteínicas, Cech y Altman decidieron darle el nombre de **ribozima** a la molécula catalítica de RNA.

En los años posteriores al descubrimiento de tales moléculas, los investigadores encontraron docenas de ribozimas que se presentan de forma natural y que catalizan una variedad de reacciones, incluyendo el corte de otras moléculas de RNA y el empalme de diferentes fragmentos de RNA. Las ribozimas se han encontrado también en la maquinaria de las células que fabrican proteínas, donde ayudan a catalizar la adherencia de moléculas de aminoácidos a las proteínas en crecimiento. Además, los investigadores lograron sintetizar diferentes ribozimas en el laboratorio, como aquellas que catalizan la replicación de moléculas pequeñas de RNA.

El descubrimiento de que las moléculas de RNA actúan como catalizadoras para diversas reacciones, incluida la replicación del RNA, sirve de apoyo a la hipótesis de que la vida surgió en un "mundo de RNA". De acuerdo con este punto de vista, la era actual de vida basada en el DNA estuvo precedida por otra donde el RNA servía como molécula genética portadora de información, y como enzima catalizadora de su propia duplicación. Este mundo de RNA pudo haber surgido después de cientos de millones de años de síntesis química prebiótica, durante los cuales los nucleótidos de RNA quizás hayan estado entre las moléculas sintetizadas. Después de haber logrado una concentración suficientemente alta, tal vez en partículas de arcilla, los nucleótidos probablemente se enlazaron para formar cadenas cortas de RNA.

Supongamos que, simplemente por azar, una de estas cadenas de RNA era una ribozima que podía catalizar la producción de sus propias copias. Tal vez esta primer ribozima autorreplicante no desempeñaba bien su trabajo y por ello produjo copias con muchos errores, los cuales se consideraron como las primeras mutaciones. Al igual que las mutaciones modernas, indudablemente la mayoría arruinó las funciones catalizadoras de las "moléculas hijas"; sin embargo, algunas cuantas pudieron haber mejorado. Estas mejorías establecieron las condiciones para la evolución de las moléculas de RNA, como variación de ribozimas con mayor rapidez y exactitud de duplicación, haciendo más copias de sí mismas y desplazando a las moléculas menos eficientes. La evolución molecular en el mundo del RNA prosiguió hasta que, por alguna serie de eventos todavía desconocidos, el RNA retrocedió gradualmente hasta su papel actual como intermediario entre el DNA y las enzimas proteínicas.

Las microesferas membranosas pudieron haber encerrado las ribozimas

Las moléculas autorreplicantes solas no constituyen la vida; tales moléculas deben estar encerradas dentro de alguna clase de membrana envolvente. Las precursoras de las primeras membranas biológicas quizá fueron estructuras sencillas, que se formaron de manera espontánea mediante procesos netamente físicos y mecánicos. Por ejemplo, los químicos han demostrado que si se agita el agua que contiene proteínas y lípidos, para simular las olas que rompían en las costas primitivas, las proteínas y los lípidos se combinarían para formar estructuras huecas llamadas *microesferas*, las cuales se asemejan a las células vivas en varios aspectos. Tienen un límite exterior bien definido que separa su contenido interno de su solución externa. Si la composición de la microesfera es correcta, se forma una "membrana" que se asemeja de manera notable a una membrana celular verdadera. En ciertas condiciones, las microesferas absorben material de la solución externa, crecen y se divididen.

Si sucediera que una microesfera rodea la ribozima correcta, se formaría algo parecido a una célula viva. La llamaríamos **protocélula**, cuya forma estructural sería como una célula, pero no como un ser vivo. En la protocélula las ribozimas y otras moléculas encerradas se protegerían de las ribozimas que vagan libremente en el caldo primigenio. Los nucleótidos y otras moléculas pequeñas quizá se hayan difundido a través de la membrana y utilizado para sintetizar nuevas ribozimas y otras moléculas complejas. Después de haber crecido lo suficiente, la microesfera se dividiría y unas cuantas copias de las ribozimas se incorporarían a cada microesfera hija. Si este proceso ocurriera, la trayectoria hacia la evolución de las primeras células estaría casi por terminar.

¿Hubo un momento específico en que la protocélula inanimada haya dado origen a un ser vivo? Probablemente no. Al igual que la mayoría de las transiciones evolutivas, el cambio de la protocélula a una célula viva fue un proceso continuo, sin límites bien definidos entre un estado y el siguiente.

Pero, ¿realmente sucedió todo esto?

Las circunstancias anteriores, aunque verosímiles y sustentadas por múltiples descubrimientos, no son en modo alguno irrefutables. Uno de los aspectos más impresionantes de la investigación sobre el origen de la vida es la gran diversidad de suposiciones, experimentos e hipótesis contradictorias. (La obra de Iris Fry *The Emergence of Life on Earth*, citada en la sección de "Para mayor información", al final de este capítulo, ofrece una idea de dichas controversias). Los investigadores no están de acuerdo sobre si la vida surgió en aguas estancadas, en el mar, en películas húmedas sobre la superficie de cristales de arcilla o en respiraderos extraordinariamente calientes de los mares profundos. Algunos sostienen

que la vida llegó del espacio a la Tierra. ¿Podemos obtener algunas conclusiones de las investigaciones realizadas hasta ahora? Nadie lo sabe con seguridad, pero haremos algunas observaciones.

Primera, los experimentos de Miller y otros demuestran que los aminoácidos, los nucleótidos y otras moléculas orgánicas, junto con las estructuras sencillas tipo membrana, se pudieron haber formado de manera abundante en la Tierra primitiva. Segunda, la evolución química tuvo largos periodos y disposición de inmensas áreas terrestres. Con el tiempo suficiente y un acervo grande de moléculas reactivas, muchas veces incluso los sucesos extremadamente raros ocurren. De modo que aunque una evolución prebiótica haya generado sólo moléculas sencillas, los catalizadores primitivos no eran muy eficientes y las primeras membranas eran también muy simples, las vastas magnitudes de tiempo y de espacio disponibles habrían aumentado la probabilidad de dar pasos pequeños en la trayectoria del caldo primigenio a la célula viva.

La mayoría de los biólogos aceptan que el origen de la vida fue probablemente una consecuencia inevitable de la acción de las leyes naturales. Debemos hacer énfasis, sin embargo, en que esta propuesta no puede comprobarse de manera definitiva. El origen de la vida no dejó ningún registro, y los investigadores que exploran este misterio proceden sólo desarrollando un escenario hipotético y luego realizando investigaciones en el laboratorio, para determinar si los pasos dados son química y biológicamente posibles.

17.2 ¿CÓMO ERAN LOS PRIMEROS ORGANISMOS?

Cuando se formó la Tierra, hace unos 4500 millones de años, estaba sumamente caliente (FIGURA 17-3). Una multitud de meteoritos chocaron contra nuestro planeta en formación y la energía cinética de esas rocas extraterrestres se convirtió en calor por el impacto; se liberó aún más calor por el decaimiento de los átomos radiactivos. La roca que formaba la Tierra se fundió y los elementos más pesados, como el hierro y el níquel, se hundieron hacia el centro del planeta, donde permanecen fundidos en la actualidad. Debió haber tomado cientos de millones de años para que la Tierra se enfriara lo suficiente como para permitir la existencia de agua en su estado líquido. No obstante, parece que la vida surgió justamente poco tiempo después de que había disponible agua en estado líquido.

Los organismos fósiles más antiguos que se han encontrado hasta ahora están incrustados en rocas que tienen aproximadamente 3500 millones de años de antigüedad. (Ésta se determinó empleando la técnica de fechado radiométrico; véase "Investigación científica: ¿Cómo sabemos qué tan antiguo es un fósil?"). Los rastros químicos de las rocas más antiguas sugieren a algunos paleontólogos que la vida es aún más arcaica: quizá tan antigua como unos 3900 millones de años.

El periodo en que comenzó la vida se conoce como la era precámbrica, cuyo nombre fue dado por geólogos y paleontólogos, quienes desarrollaron un sistema para asignar nombres por jerarquía a eras, periodos y épocas, para delinear la inmensa magnitud del tiempo geológico (tabla 17-1).

Los primeros organismos fueron procariotas anaerobios

Las primeras células que surgieron en los océanos de la Tierra fueron los **procariotas**, cuyo material genético no estaba contenido dentro de un núcleo separado del resto de la célula. Estas células probablemente obtenían nutrimentos y energía al absorber moléculas orgánicas de su ambiente. Como no había gas oxígeno en la atmósfera, las células debieron metabolizar las moléculas orgánicas de forma anaeróbica. Recuerda del capítulo 8 que el metabolismo anaeróbico produce sólo pequeñas cantidades de energía.

Así, las primeras células eran bacterias anaeróbicas primitivas. A medida que se fueron multiplicando esas bacterias, con el tiempo debieron acabar con las moléculas orgánicas producidas por reacciones químicas prebióticas. Las moléculas más sencillas, como las del dióxido de carbono, y agua, que debieron de abundar mucho, como también la energía en forma de luz solar. Entonces, lo que hacía falta no eran los materiales ni la energía misma, sino las moléculas energéticas, es

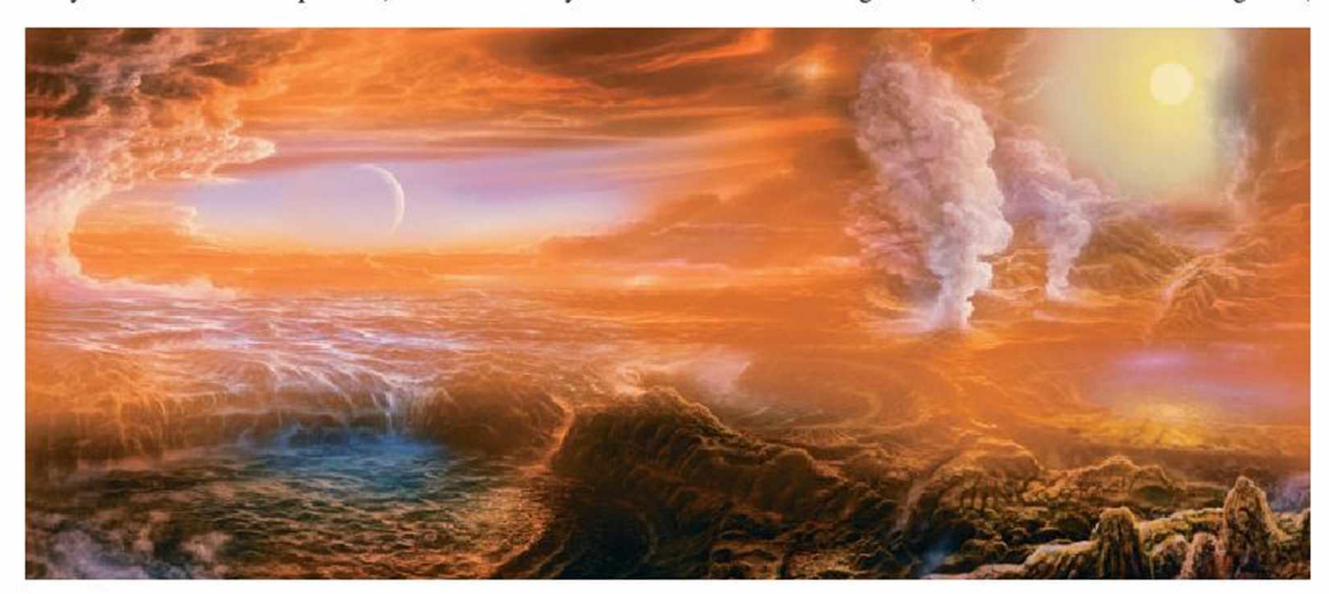


FIGURA 17-3 Tierra primitiva
La vida se inició en un planeta caracterizado por abundante actividad volcánica, frecuentes tormentas eléctricas, impactos constantes de meteoritos y una atmósfera carente de gas oxígeno.

Tabla 17-1 Historia de la vida en la Tierra

Era	Periodo	Época	Hace millones de años*	Sucesos principales
Cenozoica	Cuaternario	Reciente	0.01–presente	Evolución del género *Homo*; glaciaciones frecuentes en el Hemisferio Norte; extinción de muchos mamíferos gigantes.
		Pleistoceno	1.8–0.01	
	Terciario	Plioceno	5–1.8	Prosperidad generalizada de aves, mamíferos, insectos y plantas con flores; desplazamiento de continentes a sus posiciones actuales; clima benigno al inicio del periodo, con extensa formación de montañas y enfriamiento al final.
		Mioceno	23–5	
		Oligoceno	38–23	
		Eoceno	54–38	
		Paleoceno	65–54	
Mesozoica	Cretácico		146–65	Surgen las plantas con flores y llegan a ser dominantes; extinciones masivas de vida marina y alguna terrestre, incluidos los últimos dinosaurios; los continentes modernos quedan bien separados.
	Jurásico		208–146	Predominio de dinosaurios y coníferas; primeras aves; los continentes se separan parcialmente.
	Triásico		245-208	Primeros mamíferos y dinosaurios; los bosques de gimnospermas y helechos arbóreos; inicio de la separación de la Pangea.
Paleozoica	Pérmico		286–245	Extinciones marinas masivas, incluidos los últimos trilobites; auge de los reptiles y decadencia de los anfibios; unión de continentes en una sola masa de tierra, la Pangea.
	Carbonífero		360–286	Bosques pantanosos de helechos arbóreos y licopodios; primeras coníferas; predomino de los anfibios; numerosos insectos, primeros reptiles.
	Devónico		410–360	Los peces y trilobites prosperan en el mar; primeros anfibios e insectos; primeras semillas y polen.
	Silúrico		440–410	Muchos peces, trilobites y moluscos en el mar; primeras plantas vasculares; las plantas y los artrópodos invaden la tierra.
	Ordovícico		505–440	Los invertebrados, especialmente los artrópodos y los moluscos, dominan los mares; primeros hongos.
	Cámbrico		544–505	Prosperan las algas marinas primitivas; origen de la mayoría de los tipos de invertebrados marinos; primeros peces.
Precámbrica			Aprox. 1000	Primeros animales (invertebrados marinos de cuerpo blando).
			1200	Primeros organismos multicelulares.
			2000	Primeros eucariotas.
			2200	Acumulación de oxígeno libre en la atmósfera.
			3500	Origen de la fotosíntesis (en cianobacterias).
			3900–3500	Primeras células vivientes (procariotas).
			4000–3900	Aparición de las primeras rocas en la Tierra.
			4600	Origen del sistema solar y de la Tierra.

decir, las moléculas donde la energía se almacenara en enlaces químicos.

Algunos organismos adquirieron la capacidad de captar la energía solar

Con paso del tiempo, algunas células adquirieron la capacidad para emplear la energía de la luz solar, para impulsar la síntesis de moléculas complejas de alta energía a partir de moléculas más sencillas; en otras palabras, surgió la fotosíntesis, la cual requiere de una fuente de hidrógeno; las bacterias fotosintéticas más primitivas probablemente utilizaron sulfuro de hidrógeno disuelto en agua para ese propósito (como lo hacen actualmente las bacterias fotosintéticas púrpuras). A final de cuentas, sin embargo, tuvo que disminuir el abastecimiento terrestre de sulfuro de hidrógeno (que se produce principalmente por los volcanes). La escasez de sulfuro de hidrógeno preparó el escenario para la evolución de las bacterias fotosintéticas que fueron capaces de usar la fuente de hidrógeno más abundante del planeta: el agua (H_2O).

La fotosíntesis aumentó la cantidad de oxígeno en la atmósfera

La fotosíntesis basada en el agua convierte a ésta y al dióxido de carbono en moléculas energéticas de azúcar, liberando así el oxígeno como subproducto. La aparición de este nuevo método para captar energía introdujo, por primera vez, cantidades importantes de oxígeno libre en la atmósfera. Al principio el nuevo oxígeno liberado se consumió rápidamente por las reacciones con otras moléculas en la atmósfera y la corteza terrestre (o capa superficial). Un átomo reactivo especialmente común en la corteza era el hierro y mucho del nuevo oxígeno se combinó con los átomos de hierro para formar enormes depósitos de óxido de hierro (conocido también como herrumbre).

Después de que todo el hierro accesible se convirtió en herrumbre, empezó a incrementarse la concentración de gas oxígeno en la atmósfera. El análisis químico de las rocas sugiere que cantidades significativas de oxígeno aparecieron primero en la atmósfera, hace aproximadamente 2200 millones de años, producidas por las bacterias que probablemente eran muy similares a las cianobacterias modernas. (Indudablemente en la actualidad respiras algunas moléculas de oxígeno que fueron expelidas hace unos 2000 millones de años por alguna de esas cianobacterias primitivas). Los niveles de oxígeno atmosférico se incrementaron paulatinamente hasta que alcanzaron un nivel estable hace cerca de 1500 millones de años. Desde ese tiempo, la proporción de oxígeno en la atmósfera ha sido casi constante, ya que la cantidad de oxígeno liberado por la fotosíntesis en todo el mundo se compensa exactamente con la cantidad que se consume en la respiración aeróbica.

El metabolismo aeróbico surgió como respuesta a la crisis del oxígeno

El oxígeno es potencialmente muy peligroso para los seres vivos, ya que reacciona con las moléculas orgánicas y las destruye. Muchas de las bacterias anaeróbicas actuales mueren cuando se exponen al oxígeno, el cual resulta un veneno mortal para ellas. La acumulación de oxígeno en la atmósfera de la Tierra primitiva probablemente exterminó a muchos organismos y fomentó la evolución de los mecanismos celulares para contrarrestar la toxicidad del oxígeno. Esta crisis de la evolución de la vida también creó la presión ambiental para el siguiente gran adelanto en la era de los microbios: la capacidad para utilizar el oxígeno en el metabolismo, la cual no solamente brinda una defensa contra la acción química del oxígeno, sino que realmente canaliza el poder destructor del oxígeno a través de la respiración aeróbica, para generar energía útil para la célula. Debido a que la cantidad de energía disponible para la célula se incrementa considerablemente cuando el oxígeno se usa para metabolizar las moléculas de los alimentos, las células aeróbicas tenían una importante ventaja selectiva.

Algunos organismos adquirieron organelos encerrados en membranas

Multitudes de bacterias ofrecerían una fuente rica de alimento para cualquier organismo que pudiera comérselas. No hay fósiles de las primeras células depredadoras que hayan recorrido los océanos; no obstante, los paleobiólogos especulan que si alguna vez apareció una adecuada población de presas (como estas bacterias), la depredación pudo haber evolucionado rápidamente. De acuerdo con la hipótesis de mayor aceptación, estos depredadores primitivos eran procariotas que evolucionaron hasta llegar a ser más grandes que las bacterias comunes. Además, habían perdido la rígida pared celular que rodea a la mayor parte de las células bacterianas, de modo que su membrana plasmática flexible estaba en contacto con el ambiente. Así, las células depredadoras eran capaces de envolver a las bacterias más pequeñas en una bolsa de membrana plegable y, de esa forma, se tragaban a toda la bacteria a modo de presa.

Estas depredadoras primitivas tal vez no eran capaces de realizar la fotosíntesis ni el metabolismo aeróbico. Aunque podían captar partículas de alimento grandes, es decir, bacterias, las metabolizaban de manera poco eficiente. Aproximadamente hace 1700 millones de años, un depredador probablemente dio origen a la primera célula eucariótica.

Las membranas internas de las eucariotas pudieron haber surgido a través del plegado hacia dentro de la membrana plasmática

Como sabes, las células **eucarióticas** difieren de las células procarióticas en que tienen un sistema complicado de membranas internas, incluyendo el núcleo que contiene su material genético. Quizás estas membranas internas hayan surgido originalmente a través del plegado hacia dentro de la membrana celular de un depredador unicelular. Si como sucede con la mayoría de las bacterias actuales, el DNA de los ancestros de las eucariotas estaba adherido al interior de su membrana celular, un pliegue de la membrana cerca del sitio de adherencia del DNA se estranguló y se convirtió en el precursor del núcleo celular.

Además del núcleo, otras estructuras eucarióticas fundamentales incluyen los organelos empleados para el metabolismo energético: las mitocondrias y (en plantas y algas) los cloroplastos. ¿Cómo evolucionaron estos organelos?

Las mitocondrias y los cloroplastos pudieron haber surgido a partir de las bacterias englobadas (fagocitadas)

La **hipótesis endosimbiótica** propone que las células eucarióticas primitivas adquirieron los precursores de las mitocondrias y los cloroplastos al fagocitar a ciertos tipos de bacterias.

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA ¿Cómo sabemos qué tan antiguo es un fósil?

Los primeros geólogos podían fechar las capas de roca y los fósiles que había en ellas sólo de un modo *relativo*: los fósiles encontrados en las capas más profundas de la roca por lo común eran más antiguos que los hallados en las capas más superficiales. Con el descubrimiento de la radiactividad se hizo posible determinar las fechas *absolutas*, dentro de ciertos límites de incertidumbre. Los núcleos de los elementos radiactivos se descomponen o se desintegran espontáneamente y originan otros elementos. Por ejemplo, el carbono 14 (que generalmente se escribe como ^{14}C) se descompone al emitir un electrón para transformarse en nitrógeno 14 (^{14}N). Cada elemento radiactivo se desintegra con una rapidez que es independiente de la temperatura, de la presión o del compuesto químico del cual forma parte. El tiempo necesario para que decaigan la mitad de los núcleos del elemento radiactivo a esa rapidez característica se llama *vida media*, la cual, por ejemplo, en el caso del ^{14}C es de 5730 años.

¿Cómo se utilizan los elementos radiactivos para determinar la edad de las rocas? Si conocemos la rapidez de desintegración y medimos la proporción de los núcleos desintegrados respecto a los núcleos no desintegrados, calcularemos el tiempo transcurrido desde que esos elementos radiactivos quedaron atrapados en la roca. Este procedimiento se llama *fechado radiométrico*. Una técnica de fechado particularmente sencilla mide la desintegración del potasio 40 (^{40}K), cuya vida promedio es de cerca de 1250 millones de años, y que se transforma en argón 40 (^{40}Ar). El potasio es un elemento muy reactivo que comúnmente se encuentra en las rocas volcánicas, como el granito y el basalto; sin embargo, el argón es un gas que no reacciona. Supongamos que un volcán hace erupción y lanza un gran flujo de lava que cubre el terreno contiguo. Como el ^{40}Ar es un gas, se desprende de la lava derretida, de manera que cuando se va enfriando y se solidifica, la roca que se forma ya no contendrá gas ^{40}Ar. Mientras tanto, cualquier ^{40}K presente en la lava endurecida se desintegrará a ^{40}Ar, con la mitad del ^{40}K desintegrándose cada 1250 millones de años. Este gas ^{40}Ar queda atrapado en la roca. El geólogo puede tomar una muestra de roca y determinar la proporción de ^{40}K y de ^{40}Ar (**FIGURA E17-1**). Si el análisis indica que hay cantidades iguales de esos dos elementos, el geólogo concluirá que la lava se solidificó hace 1250 millones de años. Si se hace esto con mucho cuidado, tales cálculos son bastante confiables, y si se encuentra un fósil debajo de la lava fechada, digamos en 500 millones de años, entonces sabremos que el fósil tiene al menos esa antigüedad.

Conforme se descomponen algunos elementos radiactivos, éstos pueden darnos un estimado de la edad del sistema solar. El análisis del uranio, el cual se desintegra a plomo, ha demostrado que los meteoritos más antiguos y las rocas lunares recabadas por los astronautas tienen aproximadamente 4600 millones de años.

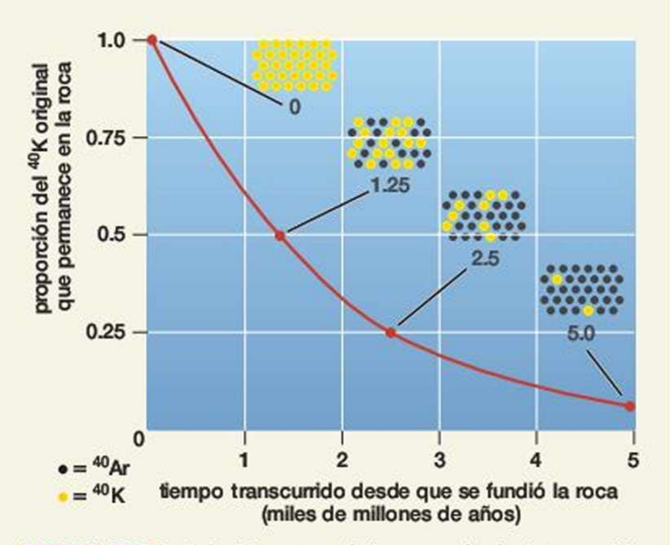


FIGURA E17-1 Relación entre el tiempo y la desintegración del ^{40}K radiactivo a ^{40}Ar

EJERCICIO El uranio 235 decae a plomo 207 con una vida media de 713 millones de años. Si analizas una roca y encuentras que contiene uranio 235 y plomo 207 en una proporción de 3:1, ¿qué tan antigua es la roca?

Estas células y las bacterias atrapadas en ellas (*endo* significa "dentro") entraron gradualmente en una relación *simbiótica*, es decir, una asociación estrecha entre diferente tipos de organismos durante un tiempo prolongado. ¿Cómo pudo suceder esto?

Supongamos que una célula depredadora anaerobia atrapó a una bacteria aerobia para alimentarse, como lo hace a menudo; pero por alguna razón no la pudo digerir. La bacteria aerobia permaneció viva y en buen estado. De hecho, está mejor que nunca porque el citoplasma de su depredadora-huésped estaba atiborrado de moléculas de alimento a medio digerir: los residuos del metabolismo anaeróbico. La bacteria aerobia absorbió estas moléculas y usó el oxígeno para metabolizarlas, por lo tanto, obtuvo enormes cantidades de energía. Tan abundantes fueron los recursos alimentarios del microorganismo aerobio, y tan copiosa la producción de energía, que probablemente el aerobio tuvo fugas de energía, quizá como ATP o moléculas similares, hacia el citoplasma de su huésped. La célula depredadora anaerobia, junto con su bacteria simbiótica, puede metabolizar ahora el alimento en forma aeróbica, obteniendo así una gran ventaja sobre otras células anaerobias, y deja un gran número de descendientes. Con el paso del tiempo, las bacterias endosimbióticas pierden su capacidad para vivir de manera independiente de su huésped, y entonces nace la mitocondria (**FIGURA 17-4**, ① y ②).

Una de estas nuevas asociaciones celulares exitosas debió haber logrado una segunda proeza: atrapar a una cianobacteria fotosintética pero, de manera similar, sin digerir a su presa. La cianobacteria floreció en su nuevo huésped y evolucionó gradualmente hacia el primer cloroplasto (**FIGURA 17-4**, ③ y ④). Quizás otros organelos eucarióticos se hayan originado también por endosimbiosis. Muchos biólogos creen que cilios, flagelos, centriolos y microtúbulos pudieron haber evolucionado por la simbiosis entre una bacteria del tipo espirilo (que se asemeja a un sacacorchos largo) y una célula eucariótica primitiva.

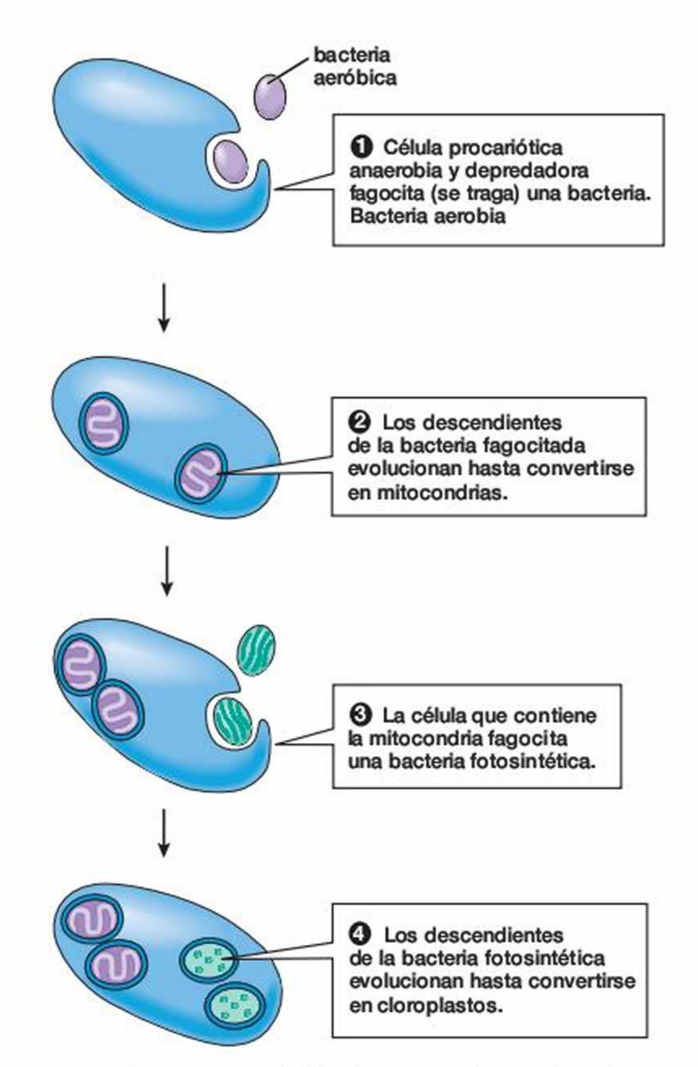


FIGURA 17-4 Origen probable de mitocondrias y cloroplastos en células eucarióticas

PREGUNTA: Los científicos han identificado una bacteria viva que se creía era descendiente del endiosimbionte que dio origen a las mitocondrias. ¿Esperarías que la secuencia de DNA de esta bacteria moderna fuera muy parecida a la secuencia de DNA de un cloroplasto vegetal, del núcleo de una célula animal o de la mitocondria de una planta?

Es fuerte la evidencia de la hipótesis endosimbiótica

Varios tipos de evidencias apoyan la hipótesis endosimbiótica. Algunas muy precisas y específicas son las múltiples características bioquímicas distintivas que comparten los organelos eucarióticos y las bacterias vivas. Además, las mitocondrias, los cloroplastos y los centriolos contienen cada uno su propia dotación diminuta de DNA, que muchos investigadores consideran como un residuo del DNA que contenía originalmente la bacteria fagocitada.

Otro tipo de apoyo proviene de los *intermediarios vivientes*, es decir, de organismos que están vivos actualmente y que son parecidos a los ancestros hipotéticos, y que ayudan a demostrar que es factible una vía evolutiva propuesta. Por ejemplo, la amiba *Pelomyxa palustris* carece de mitocondrias, pero aloja a una población permanente de bacterias aerobias que desempeñan una función muy similar. De igual manera, una variedad de corales, algunas almejas, unos pocos caracoles y al menos una especie del *Paramecium* albergan una colección permanente de algas fotosintéticas en sus células (FIGURA 17-5). Estos ejemplos de células modernas que alojan a bacterias endosimbiotas sugieren que no tenemos razón alguna para dudar de que asociaciones simbióticas similares pudieron haber ocurrido hace casi 2000 millones de años y que originaron las primeras células eucarióticas.



FIGURA 17-5 Simbiosis intracelular moderna
Los antepasados de los cloroplastos de las células vegetales modernas tal vez fueron semejantes a la *Chlorella*, el alga verde unicelular fotosintética que vive en simbiosis dentro del citoplasma del *Paramecium* que se muestra aquí.

17.3 ¿CÓMO ERAN LOS PRIMEROS ORGANISMOS MULTICELULARES?

Una vez que evolucionó la depredación, el hecho de tener mayor tamaño se convirtió en una ventaja. En los ambientes marinos a donde se restringía la vida, una célula más grande podía con facilidad fagocitar a una pequeña, y también era más difícil que otras células depredadoras las ingirieran. Por lo general, los organismos grandes se mueven más rápido que los pequeños, y tienen más éxito tanto en la depredación como en la huida. No obstante, las enormes células individuales tienen problemas. El oxígeno y los nutrimentos que entran en la célula, así como los productos residuales que salen, deben difundirse a través de la membrana plasmática. Cuanto más grande sea una célula, habrá menos disponibilidad de la membrana superficial por unidad de volumen de citoplasma.

Hay únicamente dos formas en que sobrevive un organismo mayor de un milímetro de diámetro. Primera, puede tener una rapidez metabólica baja, de manera que no necesite mucho oxígeno ni que produzca mucho dióxido de carbono. La estrategia parece que funciona para ciertas algas unicelulares muy grandes. Por otro lado, un organismo puede ser multicelular, es decir, estar compuesto de muchas células pequeñas empaquetadas en un cuerpo unificado más grande.

Algunas algas se volvieron multicelulares

Los fósiles más antiguos de organismos multicelulares datan de hace cerca de 1200 millones de años e incluyen huellas de las primeras algas multicelulares, las cuales surgieron de las células eucarióticas unicelulares que contenían cloroplastos. Los organismos multicelulares proporcionaron, cuando menos, dos ventajas a estas algas marinas. En primer lugar, los depredadores unicelulares tendrían dificultades para fagocitar las algas grandes multicelulares. Y en segundo lugar, la especialización celular habría brindado el potencial necesario para establecerse en un solo sitio, en las aguas brillantemente iluminadas del litoral, mediante estructuras en forma de raíces que se hundían en la arena o se afianzabas a las rocas; en tanto que las estructuras en forma de hojas flotaban más arriba expuestas a la luz solar. Las algas verdes, cafés y rojas que recubren nuestras costas actuales —algunas, como las algas pardas o cafés, de más de 66 metros de longitud—, son descendientes de esas algas multicelulares primitivas.

La diversidad animal surgió en la era precámbrica

Además de las algas fósiles, las rocas de mil millones de años de antigüedad han producido vestigios fósiles a partir de huellas de animales y madrigueras. Esto evidencia la vida animal primitiva; sin embargo, los fósiles de cuerpos de animales aparecieron primero en las rocas del precámbrico de hace entre 610 y 544 millones de años. Algunos de estos antiguos invertebrados (animales que carecen de espina dorsal) son bastante diferentes en apariencia de cualesquiera otros animales que aparecen en capas posteriores de fósiles, y pueden representar los tipos de animales que no tuvieron descendientes. Otros fósiles en estas capas rocosas, sin embargo, parecen ser los ancestros de los animales actuales. Las esponjas primitivas y las medusas aparecen en las capas más antiguas, seguidas posteriormente por los ancestros de gusanos, moluscos y artrópodos.

La gama completa de los animales invertebrados modernos, sin embargo, no aparece en el registro de fósiles, sino hasta el periodo cámbrico, marcando así el comienzo de la era paleozoica, hace alrededor de 544 millones de años. (La frase de "registro de fósiles" es una referencia breve de la colección completa de todas las evidencias de fósiles que se han encontrado hasta ahora). Estos fósiles del cámbrico revelan una radiación adaptativa (véase el capítulo 16) que ya había producido un arreglo diverso de complejos planes corporales. Casi todos los principales grupos de animales que habitan la Tierra actualmente ya estaban presentes en el cámbrico temprano. El surgimiento repentino de tantos tipos diferentes de animales indica que la historia evolutiva inicial, que produjo tan impresionante gama de formas animales diferentes, no se conserva en el registro de fósiles.

Parcialmente la diversificación temprana de los animales probablemente estuvo impulsada por la aparición de estilos de vida de los depredadores. La coevolución del depredador y la presa llevó a la evolución de nuevas características en muchas clases de animales. Por el periodo silúrico (hace 440 a 410 millones de años), los trilobites de coraza que se deslizaban sobre el cieno eran la presa de los amonites y del nautilo septado, los cuales aún sobreviven en una forma que casi no ha sufrido ningún cambio en las aguas profundas del Océano Pacífico (FIGURA 17-6).

Muchos animales de la era paleozoica eran más móviles que sus predecesores evolutivos. Los depredadores tienen una ventaja porque son capaces de desplazarse en espacios amplios en busca de presas adecuadas; mientras que la capacidad de huir con rapidez es una ventaja de la presa. La evolución de la locomoción eficiente en ocasiones estaba asociada con la evolución de una mayor capacidad sensitiva y sistemas nerviosos más complejos. Los sentidos para percibir el tacto, las sustancias químicas y la luz se desarrollaron bastante, junto con un sistema nervioso capaz de manejar la información sensorial y dirigir las conductas apropiadas.

Hace unos 530 millones de años, un grupo de animales —los peces— desarrollaron una nueva forma para sostener el cuerpo: un esqueleto interior. Estos peces primitivos pasaban inadvertidos en la comunidad oceánica; pero hace unos 400 millones de años, los peces ya formaban un grupo diverso y prominente. En general, los peces probaron ser más veloces que los invertebrados, con sentidos más agudos y cerebros más grandes. Con el paso del tiempo se convirtieron en los depredadores dominantes en el mar abierto.

17.4 ¿CÓMO LLEGÓ LA VIDA A LA TIERRA FIRME?

Una de las tramas secundarias más emocionantes del largo recuento de la historia de la vida es la invasión de la tierra por la vida, después de más de 3000 millones de años de una existencia estrictamente acuática. Al pasar a la tierra firme, los organismos tuvieron que vencer muchos obstáculos. Gracias a la flotación, la vida en el mar brinda apoyo contra la gravedad; no obstante, en tierra un organismo debe soportar su peso contra la aplastante fuerza de la gravedad. El mar ofrece un acceso inmediato al agua dadora de vida; pero un organismo terrestre debe encontrar el agua apropiada. Las plantas y los animales que habitan en el mar se reproducen mediante espermatozoides u óvulos móviles, o ambos, los cuales nadan unos hacia otros; sin embargo, quienes habitan en tierra firme tienen que proteger sus gametos de la resequedad.

A pesar de los obstáculos para la vida en la tierra, los inmensos espacios vacíos de la masa terrestre paleozoica representaban una enorme oportunidad evolutiva. Las ventajas potenciales de la vida terrestre eran especialmente grandes para las plantas. El agua absorbe la luz en gran medida, por lo que incluso en las aguas transparentes la fotosíntesis se limita a unos cuantos cientos de metros por debajo de la superficie, y habitualmente a profundidades mucho menores. Afuera del agua, el Sol brilla en todo su esplendor y permite una rápida fotosíntesis. Además, los suelos terrestres son ricos en depósitos de nutrimentos; en tanto que el agua de mar suele ser pobre en algunos de éstos, en particular en nitrógeno y fósforo. Finalmente, en el mar paleozoico abundaban los animales herbívoros; en cambio, la tierra firme carecía de vida animal. Las primeras plantas que colonizaron la Tierra dispondrían de abundante luz solar y de fuentes de nutrimentos intactas, y estarían a salvo de los depredadores.

Algunas plantas se adaptaron a la vida en tierra firme

En los suelos húmedos situados a la orilla del agua comenzaron a crecer unas cuantas algas verdes pequeñas que aprovechaban la luz solar y los nutrimentos. No tenían cuerpos

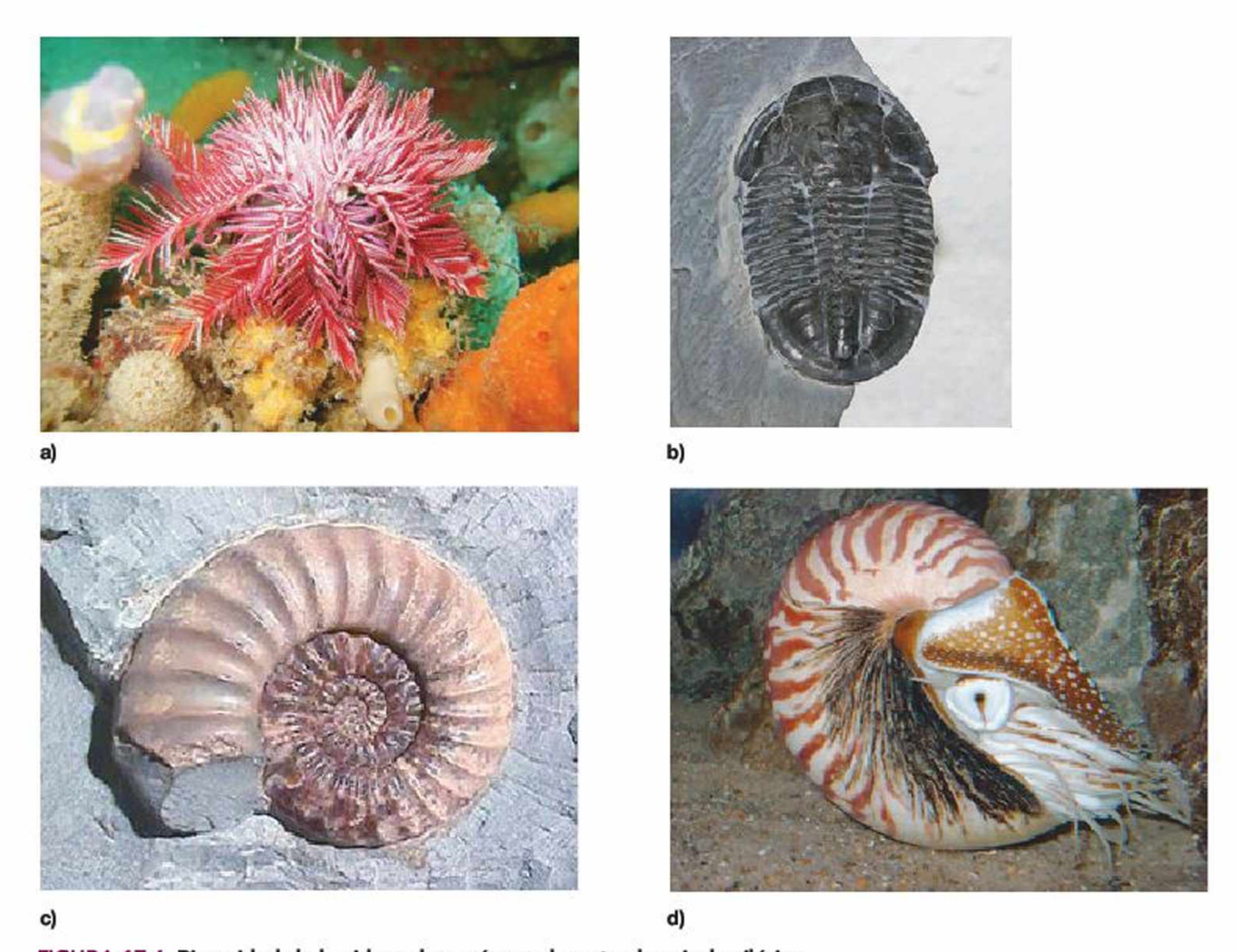


FIGURA 17-6 Diversidad de la vida en los océanos durante el periodo silúrico
a) Características de la vida en los océanos durante el periodo silúrico, hace 440 a 410 millones de años. Entre los fósiles más comunes de ese periodo están ***b)*** los trilobites y sus depredadores los nautiloides y ***c)*** los amonites. Este ***d)*** *Nautilus* viviente es muy parecido en su estructura a los nautiloides del silúrico, porque demuestra que puede existir un exitoso plan corporal prácticamente sin cambio durante cientos de millones de años.

grandes que sostener contra la fuerza de la gravedad, y dado que vivían precisamente en la película de agua que recubría el suelo, la obtenían con facilidad. Hace alrededor de 475 millones de años, algunas de estas algas dieron origen a las primeras plantas terrestres multicelulares. Inicialmente, con formas simples que crecían poco, las plantas terrestres encontraron rápidamente soluciones a dos de las principales dificultades que ofrece la vida vegetal en tierra firme: obtener y conservar el agua, y mantenerse erguidas a pesar de la gravedad y de los vientos. Los revestimientos impermeables de las partes salientes redujeron la pérdida de agua por evaporación, y las estructuras semejantes a raíces penetraban en el suelo para extraer agua y minerales. Las células especializadas formaron unos tubos, llamados tejidos vasculares, para transportar agua de las raíces a las hojas. Unas paredes más gruesas en torno a ciertas células permitieron a los tallos mantenerse erguidos.

Las plantas terrestres primitivas conservaron sus espermatozoides capaces de nadar y necesitaban agua para reproducirse

La reproducción fuera del agua planteaba varios desafíos. Al igual que los animales, las plantas producen espermatozoides y óvulos, los cuales necesitaban reunirse para llevar a cabo la reproducción. Las primeras plantas terrestres tenían espermatozoides capaces de nadar, por lo que cabe suponer que eran parecidas a algunas de las algas marinas modernas (algunas tienen también óvulos que nadan). En consecuencia, las primeras plantas habitaban sólo en los pantanos y ciénagas, donde los espermatozoides y los óvulos podían liberarse en el agua, o en zonas con abundante precipitación pluvial, donde ocasionalmente el suelo quedaba cubierto de agua. Más tarde, las plantas con espermatozoides que sabían nadar prosperaron durante periodos en que el clima era cálido y húmedo. Por ejemplo, el periodo carbonífero (hace unos 360 a 286 millones de años) se caracterizó por los inmensos bosques de helechos arbóreos gigantes y licopodios (FIGURA 17-7). El carbón mineral que extraemos actualmente de las minas proviene de los restos fosilizados de esos bosques.

Las plantas con semilla encapsularon a los espermatozoides en granos de polen

Entretanto, algunas plantas que habitaban en regiones más secas habían perfeccionado estrategias reproductivas que ya no dependían de la disponibilidad de agua. Los óvulos de estas plantas permanecían en la planta progenitora, y los esper-



FIGURA 17-7 El bosque pantanoso del periodo carbonífero
En esta reconstrucción artística, las plantas parecidas a árboles son helechos arbóreos y licopodios gigantes, la mayor parte de los cuales se extinguieron. **PREGUNTA: ¿Por qué los helechos y los licopodios actuales son tan pequeños en comparación con sus enormes antepasados?**

matozoides estaban encerrados en granos de polen resistentes a la sequía, los cuales eran arrastrados por el viento de una planta a otra. Cuando los granos de polen se depositaban cerca de un óvulo, liberaban gametos masculinos directamente en el tejido vivo, y así eliminaban la necesidad de disponer de una película superficial de agua. El óvulo fecundado permanecía en la planta progenitora, donde se desarrollaba en el interior de una semilla que brindaba protección y nutrimentos al embrión que crecía en su interior.

Las primeras plantas con semilla aparecieron hacia finales del periodo devónico (hace 375 millones de años) y producían sus semillas a lo largo de las ramas, sin estructuras especializadas para sostenerlas. Para mediados del carbonífero, sin embargo, ya había surgido una nueva clase de plantas con semilla. Estas plantas, llamadas **coníferas**, brindaban protección a sus semillas en desarrollo dentro de conos. Las coníferas, que no dependían del agua para reproducirse, prosperaron y se difundieron durante el periodo pérmico (hace 286 a 245 millones de años), cuando las montañas se elevaron, los pantanos se desecaron y el clima se volvió mucho más seco. No obstante, la buena fortuna de las coníferas no pudo ser compartida por los helechos arbóreos ni por los licopodios gigantes, los cuales, con sus espermatozoides nadadores, se extinguieron en su mayoría.

Las plantas con flores atraían a los animales para que transportaran su polen

Hace alrededor de 140 millones de años, durante el periodo cretácico, aparecieron las plantas con flores, las cuales evolucionaron a partir de un grupo de plantas similares a las coníferas. Muchas plantas con flores son polinizadas por los insectos y otros animales, y esta forma de polinización parece que les confirió una ventaja evolutiva. La polinización de las flores por los animales puede ser mucho más eficaz que la polinización por el viento. Las plantas que son polinizadas por el viento deben producir una enorme cantidad de polen, porque la mayoría de los granos de polen no llegan a su objetivo. Las plantas con flores adquirieron también otras ventajas, incluyendo una reproducción más rápida y, en algunos casos, un crecimiento también mucho más acelerado. En la actualidad, las plantas con flores dominan la Tierra, con excepción de las regiones septentrionales frías, donde aún prevalecen las coníferas.

Algunos animales se adaptaron a la vida en tierra firme

Poco después de que evolucionaron las plantas terrestres, y que constituyeran fuentes potenciales de alimento para otros organismos, algunos animales emergieron del mar. Los primeros que se establecieron en tierra fueron los **artrópodos** (el grupo que actualmente incluye insectos, arañas, escorpiones, ciempiés y cangrejos). ¿Por qué se llaman artrópodos? La respuesta parece ser que ya poseían ciertas estructuras que, por simple azar, eran idóneas para la vida terrestre. La más destacada de tales estructuras era un esqueleto externo, o **exoesqueleto**, es decir, una cubierta dura que rodea el cuerpo, como el caparazón de una langosta o de un cangrejo. El exoesqueleto es impermeable y muy resistente como para sostener a un animal pequeño contra la fuerza de la gravedad.

Durante millones de años, los artrópodos tuvieron toda la Tierra y las plantas a su disposición y, a lo largo de varias decenas de millones más, fueron los animales dominantes. Las libélulas con una envergadura de 70 centímetros (28 pulgadas) volaban entre los helechos arbóreos del carbonífero; mientras los milpiés de 2 metros de longitud (6.5 pies) se abrían paso a mordidas por el pantanoso suelo de los bosques. Con el tiempo, no obstante, el espléndido aislamiento de los artrópodos llegó a su fin.

Los anfibios evolucionaron a partir de peces con aleta lobular

Hace aproximadamente 400 millones de años, apareció un grupo de peces silúricos conocidos como de **aleta lobular**, probablemente en el agua dulce. Estos peces tenían dos importantes características que más adelante permitirían a sus descendientes colonizar la tierra: **1.** aletas carnosas y fuertes con las que se arrastraban en el fondo de las aguas tranquilas y poco profundas, y **2.** una bolsa que salía del tracto digestivo que podía llenarse aire, a modo de un pulmón primitivo. Un grupo de estos peces colonizó los estanques y arroyos poco profundos, los cuales disminuían su tamaño durante las sequías y cuyas aguas solían perder bastante oxígeno. No obstante, al inhalar aire hacia los pulmones estos peces lograban obtener oxígeno. Algunos comenzaron a utilizar las aletas para arrastrarse de un estanque a otro en busca de alguna presa o de agua, tal como lo hacen algunos peces en la actualidad (**FIGURA 17-8**).



FIGURA 17-8 Pez que camina en tierra firme
Algunos peces modernos, como el pez saltarín del fango, caminan en tierra firme. Al igual que los primitivos peces con aleta lobular que dieron origen a los anfibios, los saltarines del fango utilizan sus fuertes aletas pectorales para desplazarse por los lugares secos de sus hábitat pantanosos. **PREGUNTA: ¿La capacidad de este pez para caminar en tierra firme constituye evidencia de que los peces con aleta lobular son los antepasados de los anfibios?**

Las ventajas de alimentarse en tierra firme y de moverse de estanque a estanque favoreció la evolución de un grupo de animales que podían permanecer fuera del agua durante periodos más largos y que fueran capaces de moverse con seguridad sobre la tierra firme.

Al mejorar los pulmones y patas, los peces con aleta lobular evolucionaron a **anfibios**, y aparecieron por primera vez en el registro de fósiles hace aproximadamente 350 millones de años. Para los anfibios los bosques pantanosos del carbonífero fueron un ambiente paradisiaco: no había depredadores, las presas abundaban y el clima era cálido y húmedo. Al igual que los insectos y milpiés, algunos anfibios alcanzaron dimensiones gigantescas, como las salamandras, con más de 3 metros (10 pies) de longitud.

A pesar de su éxito, los primeros anfibios no estaban aún totalmente adaptados a la vida terrestre. Sus pulmones eran simples bolsas con escasa área superficial, por lo que debían obtener algo de oxígeno a través de la piel; por lo tanto, su piel tenía que mantenerse húmeda, lo cual los restringía a un hábitat pantanoso donde no podían estar secos. Además, los espermatozoides y los óvulos de los anfibios no sobrevivían en entornos secos, por lo que debían depositarse en ambientes acuosos. Así, aunque los anfibios se desplazaban por tierra, no podían alejarse demasiado de la orilla del agua. Al igual que los helechos arbóreos y los licopodios, los anfibios menguaron cuando el clima se volvió seco a inicios del periodo pérmico, hace aproximadamente 286 millones de años.

Los reptiles evolucionaron a partir de los anfibios

Al mismo tiempo que las coníferas evolucionaban a orillas de los bosques pantanosos, también lo hacía un grupo de anfibios con adaptaciones para condiciones más secas. A la postre de estos anfibios surgieron los **reptiles**, que lograron tres adaptaciones importantes para vivir en tierra firme. Primera: Los reptiles desarrollaron huevos con cascarón impermeable que contenían el suministro de agua necesario para el embrión en desarrollo. Así, depositaban sus huevos en tierra firme, sin tener que hacerlo en los pantanos tan llenos de riesgos como los peces y los depredadores anfibios. Segunda: Los reptiles primitivos evolucionaron a una piel escamosa impermeable que les ayudaba a evitar la pérdida de agua corporal cuando el aire estaba seco. Tercera: Los reptiles mejoraron sus pulmones para que les proporcionaran todo el oxígeno necesario para tener una vida activa. A medida que el clima se fue haciendo más seco durante el periodo pérmico, los reptiles se volvieron los vertebrados que dominaron la tierra firme, relegando a los anfibios a las aguas pantanosas estancadas, donde aún vive la mayoría de ellos.

Unas cuantas decenas de millones de años después, el clima volvió a ser más estable y húmedo. Este periodo atestiguó la evolución hacia algunos reptiles muy grandes, en particular los dinosaurios. La variedad de las formas de dinosaurios llegó a ser enorme: desde los depredadores (**FIGURA 17-9**) hasta los vegetarianos; desde aquellos que dominaron la tierra firme, hasta los que volaban, e incluso los que regresaron al mar. Los dinosaurios fueron de los animales que tuvieron más éxito, si consideramos la persistencia como una medida de éxito. Florecieron durante más de mil millones de años, hasta hace unos 65 millones de años cuando se extinguieron los últimos dinosaurios. Nadie sabe con seguridad la causa de



FIGURA 17-9 Reconstrucción de un bosque cretácico
Ya para la era cretácica las plantas con flores predominaban en la vegetación terrestre. Los dinosaurios, como la manada depredadora de *Velociraptors* de casi dos metros de largo que aquí se muestra, eran los animales terrestres más destacados. Aunque pequeño en comparación con otros dinosaurios, el *Velocirraptor* era un depredador formidable que corría con gran rapidez y tenía dientes muy afilados y garras con forma de hoz en sus patas traseras.

su extinción, aunque todo parece indicar que fue por un meteorito gigantesco que impactó contra la Tierra (como veremos en la sección siguiente).

Aun durante la era de los dinosaurios, muchos reptiles continuaron siendo pequeños. Un problema principal al que se enfrentaron muchos reptiles fue conservar una elevada temperatura corporal. Para mantenerse activos en tierra firme era necesario que su cuerpo mantuviera una temperatura alta, con la cual aumentaban al máximo la eficiencia de los sistemas nervioso y muscular. No obstante, un cuerpo caliente pierde calor hacia el ambiente, a menos que el aire también esté caliente. La pérdida de calor representa un enorme problema para los animales pequeños, porque tienen mayor área superficial por unidad de peso que los animales más grandes. Muchas especies de pequeños reptiles conservaron un metabolismo lento y resolvieron el problema de la pérdida de calor, desarrollando modos de vida en los que permanecen activos sólo cuando el aire es suficientemente cálido. Sin embargo, dos grupos de reptiles pequeños, de forma independiente, siguieron una vía evolutiva diferente: desarrollaron un sistema aislante: uno adquirió plumaje y el otro pelaje.

Los reptiles dieron origen tanto a las aves como a los mamíferos

En las aves primitivas, las plumas aislantes ayudaban a conservar el calor corporal. En consecuencia, esos animales podían mantenerse activos en un hábitat fresco y durante la noche, cuando sus parientes escamosos se volvían lentos. Posteriormente, algunas aves primigenias desarrollaron plumas más largas y más fuertes en sus extremidades anteriores, quizá por efecto de una selección con base en la mejor capacidad para planear entre los árboles o saltar tras los insectos de los que se alimentaban. Finalmente, las plumas evolucionaron en estructuras capaces de permitir el vuelo por impulso propio. Las plumas totalmente desarrolladas e idóneas para el vuelo aparecen en fósiles de 150 millones de años de antigüedad, de modo que las estructuras aislantes más antiguas que terminaron por transformarse en plumas para volar debieron estar presentes hacía mucho tiempo atrás.

Los primeros **mamíferos** fósiles descubiertos hasta ahora tienen casi 200 millones de antigüedad. Los primeros mamíferos coexistieron con los dinosaurios. En su mayoría eran criaturas pequeñas. El mamífero más grande que se conoce de la era de los dinosaurios tenía el tamaño de un mapache actual; no obstante, las primeras especies de mamíferos eran todavía más pequeñas. Cuando se extinguieron los dinosaurios, sin embargo, los mamíferos colonizaron los hábitat que quedaron vacíos después de esa extinción. Las especies de mamíferos prosperaron y se diversificaron hasta alcanzar el repertorio de las formas modernas.

A diferencia de las aves que conservaron el hábito de los reptiles de poner huevos, los mamíferos alumbraban crías vivas y tenían la capacidad de alimentarlas con secreciones de las glándulas mamarias (que producen leche). Los mamíferos primitivos también adquirieron pelaje, el cual les daba aislamiento. Puesto que el útero, las glándulas mamarias y el pelo no se fosilizan, quizá nunca sepamos cuándo aparecieron esas estructuras por primera vez, o cómo eran sus formas intermedias. No obstante, recientemente un grupo de paleontólogos encontró fragmentos de pelo fosilizado y conservado en coprolitos, que son las heces animales fosilizadas. Estos coprolitos, que se encontraron en el desierto de Gobi, en China, fueron depositados por un depredador desconocido hace 55 millones de años, por lo que cabría suponer que los mamíferos han tenido pelo al menos desde entonces.

17.5 ¿CUÁL HA SIDO EL PAPEL DE LA EXTINCIÓN EN LA HISTORIA DE LA VIDA?

Si hubiera una moraleja del gran recuento de la historia de la vida, ésta sería que nada perdura. El relato de la vida puede leerse como una larga serie de dinastías evolutivas, donde cada nuevo grupo dominante surge, domina la tierra o los mares durante cierto tiempo e inevitablemente entra en decadencia y luego se extingue. Los dinosaurios son las más famosas de tales dinastías en decadencia; no obstante, la lista de los grupos extintos que conocemos sólo por sus fósiles es de una extensión impresionante. A pesar de lo inevitable de la extinción, sin embargo, las especies tienden a surgir con mayor rapidez que aquella con la que desaparecen, por lo que el número de especies sobre la Tierra suele aumentar con el tiempo.

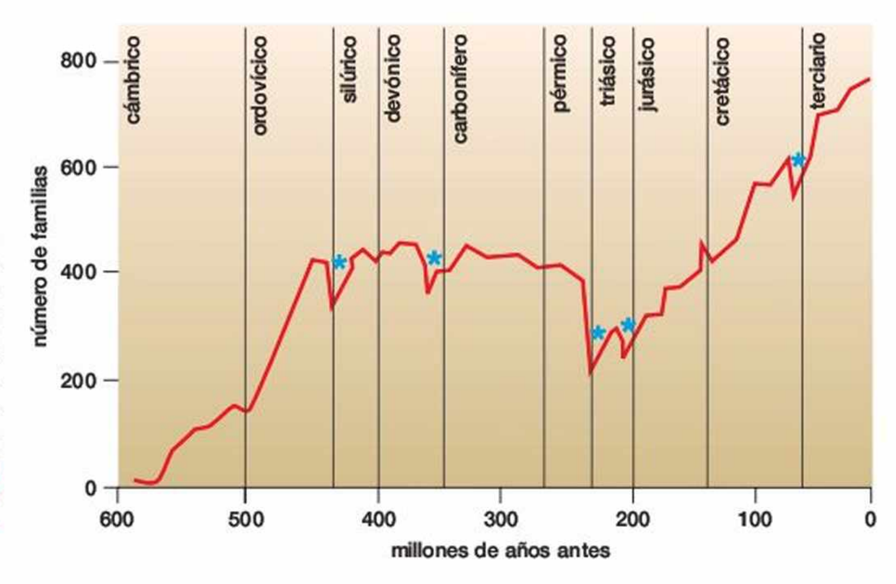


FIGURA 17-10 Extinciones masivas
Esta gráfica muestra el número de grupos de animales marinos contra el tiempo, según la reconstrucción del registro de fósiles. Observa la tendencia general hacia un número creciente de grupos, interrumpida en ocasiones por periodos de extinciones rápidas. Cinco de estas declinaciones, marcadas por un asterisco, son tan pronunciadas que se consideran extinciones en masa catastróficas. **PREGUNTA: Si la extinción es el destino final de todas las especies, ¿cómo se incrementó el número total de especies a través del tiempo?**

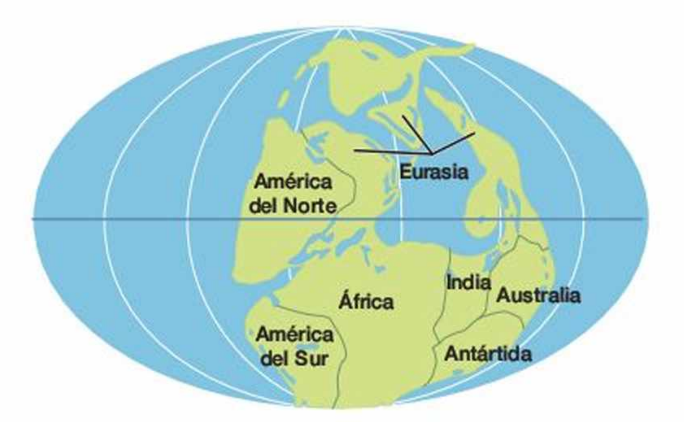
La historia de la evolución ha estado marcada por extinciones periódicas en masa

Durante gran parte de la historia de la vida, el proceso de sucesión dinástica se realizó de manera constante e inexorable. La lenta y continua rotación de las especies, sin embargo, se vio interrumpida por episodios de **extinción en masa** (**FIGURA 17-10**). Las extinciones en masa se caracterizan por la desaparición relativamente súbita de una extensa variedad de especies en gran parte de la Tierra. En los episodios de extinción en masa más catastróficos, desapareció más de la mitad de las especies del planeta. El peor de todos ellos, que se produjo hace 245 millones de años hacia el final del periodo pérmico, aniquiló a más del 90% de las especies del mundo, y la vida estuvo peligrosamente cerca de desaparecer en su totalidad.

El cambio climático contribuyó con las extinciones en masa

Las extinciones en masa han tenido profundas repercusiones en el curso de la historia de la vida y han vuelto a trazar el cuadro de su diversidad. ¿Qué pudo haber originado cambios tan dramáticos en la existencia de tantas especies? Muchos biólogos evolucionistas piensan que el cambio climático debió haber desempeñado un rol importante. Cuando se modifica el clima, como ha ocurrido muchas veces en el curso de la historia de la Tierra, los organismos que estaban adaptados a sobrevivir sujetos a un conjunto de condiciones ambientales tal vez sean incapaces de hacerlo en otras condiciones significativamente distintas. En particular, en las épocas en que el clima cálido fue sucedido por climas más secos y fríos, con temperaturas más variables, las especies se extinguieron al no conseguir adaptarse a las nuevas y más rigurosas condiciones.

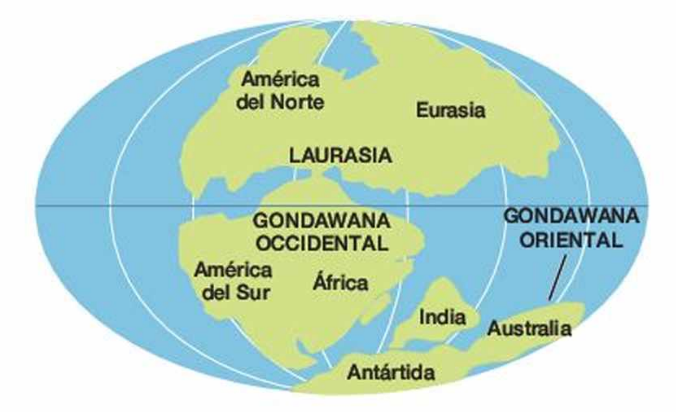
Una de las causas del cambio climático es la modificación en la posición de los continentes. La superficie terrestre está dividida en secciones denominadas placas, que incluyen los continentes y el lecho marino. Las placas sólidas se desplazan lentamente sobre una capa viscosa, aunque fluida. Este movimiento se denomina **tectónica de placas**. Conforme las placas se mueven, su posición cambia en términos de latitud (**FIGURA 17-11**). Por ejemplo, hace 350 millones de años gran parte de América del Norte estaba situada en el ecuador o cerca de éste, en una región que se caracterizaba por tener un clima permanentemente cálido y lluvioso. Sin embargo, la tectónica de placas llevó el continente hacia regiones templadas y árticas. En consecuencia, el clima tropical fue sustituido por un régimen de cambios estacionales, temperaturas más bajas y menor precipitación pluvial. La tectónica de placas continúa en la actualidad; por ejemplo, el océano Atlántico se expande unos cuantos centímetros cada año.



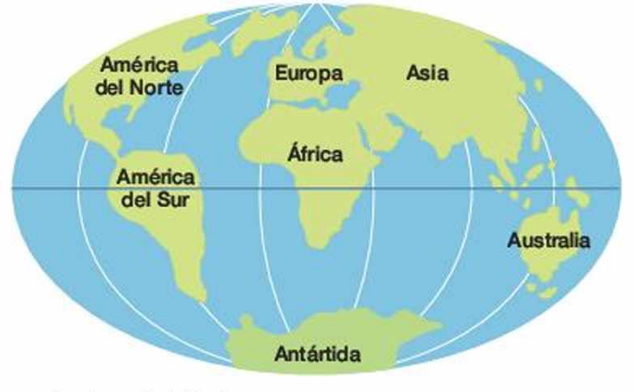
a) hace 340 millones de años



b) hace 225 millones de años



c) hace 135 millones de años



d) en la actualidad

FIGURA 17-11 Desplazamiento continental por la tectónica de placas

Los continentes son como pasajeros sobre placas que se mueven sobre la superficie terrestre, como resultado de la tectónica de placas. ***a)*** Hace aproximadamente 340 millones de años, mucho de lo que ahora es América del Norte estaba ubicado en el ecuador. ***b)*** Con el tiempo, todas las placas se unieron en una gigantesca masa de tierra, a la cual los geólogos llaman Pangea. ***c)*** Gradualmente la Pangea se dividió en Laurasia y Gondwana, la cual a la postre se dividió en Gondwana occidental y oriental. ***d)*** Con el paso del tiempo, el desplazamiento de las placas dio como resultado las posiciones actuales de los continentes.

Los sucesos catastróficos pudieron haber causado las peores extinciones en masa

Los registros geológicos indican que la mayoría de las extinciones en masa coinciden con los periodos de cambio climático. Para muchos científicos, no obstante, la rapidez de las extinciones en masa sugiere que el lento proceso del cambio climático no fue el único responsable de tales desapariciones de especies a gran escala. Quizá los sucesos más repentinos también jugaron un papel importante. Por ejemplo, los sucesos geológicos catastróficos, como las erupciones volcánicas masivas, quizás hayan tenido efectos devastadores. Los geólogos han encontrado evidencia de erupciones volcánicas pasadas tan colosales que harían ver la explosión del monte Santa Elena, en 1980, como el estallido de un simple petardo. Aunque tales erupciones gigantescas afectarían directamente sólo a una pequeña porción de la superficie terrestre.

La búsqueda de las causas de las extinciones masivas dio un giro fascinante a inicios de la década de 1980, cuando Luis y Walter Álvarez propusieron que el suceso de la extinción de hace 65 millones de años, que aniquiló a los dinosaurios y muchas otras especies, fue causado por el impacto de un meteorito gigantesco. La idea de los Álvarez se recibió con gran escepticismo cuando fue presentada por primera vez, pero las investigaciones geológicas a partir de entonces han generado una gran cantidad de evidencias de que ese impacto masivo en realidad ocurrió hace 65 millones de años. De hecho, los investigadores identificaron el cráter Chicxulub, de 160 kilómetros de ancho, formado debajo de la península de Yucatán en México, como el lugar de impacto de un meteorito gigantesco (de 16 kilómetros de diámetro) que colisionó contra la Tierra precisamente en el tiempo en que desaparecieron los dinosaurios.

¿Pudo el impacto de ese inmenso meteorito haber causado la extinción masiva de los dinosaurios? Nadie lo sabe con certeza; no obstante, los científicos sugieren que tal impacto masivo hubiera arrojado tanto material de desecho hacia la atmósfera, que todo el planeta hubiera quedado en la oscuridad durante varios años. Como muy poca luz solar llegaría a la corteza terrestre, las temperaturas descenderían rápidamente, y la captación de energía para la fotosíntesis (de la cual depende a final de cuentas toda la vida terrestre) disminuiría drásticamente. Ese "invierno por impacto" a nivel mundial tal vez resultó mortal para los dinosaurios e infinidad de otras especies.

17.6 ¿CÓMO EVOLUCIONARON LOS SERES HUMANOS?

Los científicos están profundamente interesados en conocer el origen y la evolución de los seres humanos, en especial la evolución del sorprendente cerebro humano. El tema de la evolución humana que presentaremos en esta sección es una síntesis del pensamiento actual sobre este asunto. Sin embargo, es tema de especulación porque la evidencia fósil de la evolución humana es relativamente escasa. Los paleontólogos no se ponen de acuerdo sobre la interpretación de la evidencia fósil, en tanto que muchas ideas tienen que revisarse conforme se vayan encontrando nuevos fósiles.

Los seres humanos heredaron algunas adaptaciones de antiguos primates para vivir en los árboles

Los seres humanos son miembros del grupo de mamíferos conocido como **primates**, que incluye también a lémures, monos y simios. Los fósiles de primates más antiguos tienen 55 millones de años, pero como son relativamente raros en comparación con los de muchos otros animales, los primeros primates tal vez surgieron mucho antes, aunque no dejaron registro de fósiles. Tal vez los primeros primates se alimentaban de frutas y hojas, y estaban adaptados para vivir en los árboles. Muchos primates modernos aún conservan la forma de vida en los árboles de sus antepasados (FIGURA 17-12). La herencia común de los seres humanos y otros primates se refleja en un conjunto de características físicas que estaban presentes en los primates antiguos y que persisten en muchos primates modernos, incluidos los seres humanos.

La visión binocular dio a los antiguos primates una buena percepción de la profundidad

Una de las primeras adaptaciones de los primates parece haber sido la posesión de ojos grandes que miran hacia delante


a)


b)


c)

FIGURA 17-12 Primates representativos
El *a)* tarsero, *b)* el lémur y *c)* el mono macaco cola de león tienen la cara relativamente plana, con ojos dirigidos hacia delante que les brindan una visión binocular. Todos tienen, además, visión cromática y manos prensiles. Estas características, conservadas desde los primates más antiguos, las comparten los seres humanos.

(véase la figura 17-12). Saltar de una rama a otra es un asunto riesgoso, a menos que el animal sea capaz de determinar con precisión dónde se encuentra la próxima rama. La percepción efectiva de la profundidad fue posible gracias a la visión binocular que brindan los ojos enfocados hacia delante y con campos visuales que se traslapan. Otra adaptación clave fue la visión cromática. Es imposible saber, desde luego, si un animal fósil tenía una visión cromática; pero como los primates modernos tienen una excelente visión cromática, parece razonable suponer que los primates más antiguos también contaban con ella. Muchos primates se alimentan de frutos, y la visión cromática ayuda a identificar los que ya están maduros entre la multitud de hojas verdes.

Los primeros primates tenían manos prensiles

Los primeros primates tenían dedos largos y prensiles, con los cuales podían rodear un objeto y sostenerse de las ramas de los árboles. Esta adaptación para vivir en los árboles fue la base para la evolución posterior de las manos humanas capaces de realizar el *asimiento de precisión* (que emplean los seres humanos modernos para realizar maniobras delicadas como la manipulación de objetos pequeños, escribir y coser) y el *asimiento de potencia* (para acciones en que se requiere aplicar fuerza, como blandir un garrote o arrojar una lanza).

Un cerebro grande facilita la coordinación entre la mano y el ojo, así como las interacciones sociales complejas

En relación con el tamaño de su cuerpo, los primates tienen cerebros más grandes que los de la mayoría de los animales. Nadie sabe con certeza qué fuerzas ambientales favorecieron la evolución de cerebros grandes. Sin embargo, parece razonable suponer que el control y la coordinación de movimientos rápidos a través de los árboles, los movimientos diestros de las manos prensiles y la visión binocular cromática se logró gracias al poder del cerebro. La mayoría de los primates cuentan con sistemas sociales complejos, los cuales probablemente exigen una inteligencia relativamente grande. Si la sociabilidad favorecía la supervivencia y la reproducción, entonces habrían existido presiones ambientales tendentes a la evolución de cerebros más grandes.

Los fósiles del homínido más antiguo provienen de África

Tomando como base una comparación del DNA de chimpancés, gorilas y seres humanos modernos, los investigadores calculan que el linaje de **homínidos** (seres humanos y sus parientes fósiles) se desvió del linaje de los simios hace entre 5 y 8 millones de años. El registro de fósiles, no obstante, sugiere que esta separación ocurrió en el extremo inicial del periodo. Los paleontólogos que trabajaban en el territorio africano de Chad, en 2002, descubrieron los fósiles de un homínido, el *Sahelanthropus tchadensis*, que vivió hace más de 6 millones de años (**FIGURA 17-13**). El *Sahelanthropus* es claramente un homínido, ya que comparte varias características anatómicas con los miembros posteriores del grupo. Sin embargo, como este miembro más antiguo que se conoce de nuestra familia también presenta otras características que son más propias de los simios, representa un punto en nuestro árbol genealógico bastante próximo a la separación entre simios y homínidos.

Además del *Sahelanthropus*, otras dos especies de homínidos, *Ardipithecus ramidus* y *Orrorin tugenensis*, se conocen de



FIGURA 17-13 El homínido más primitivo
Este cráneo casi completo del *Sahelanthropus tchadensis*, que tiene una antigüedad de más de 6 millones de años, es el fósil de homínido más antiguo que se haya encontrado.

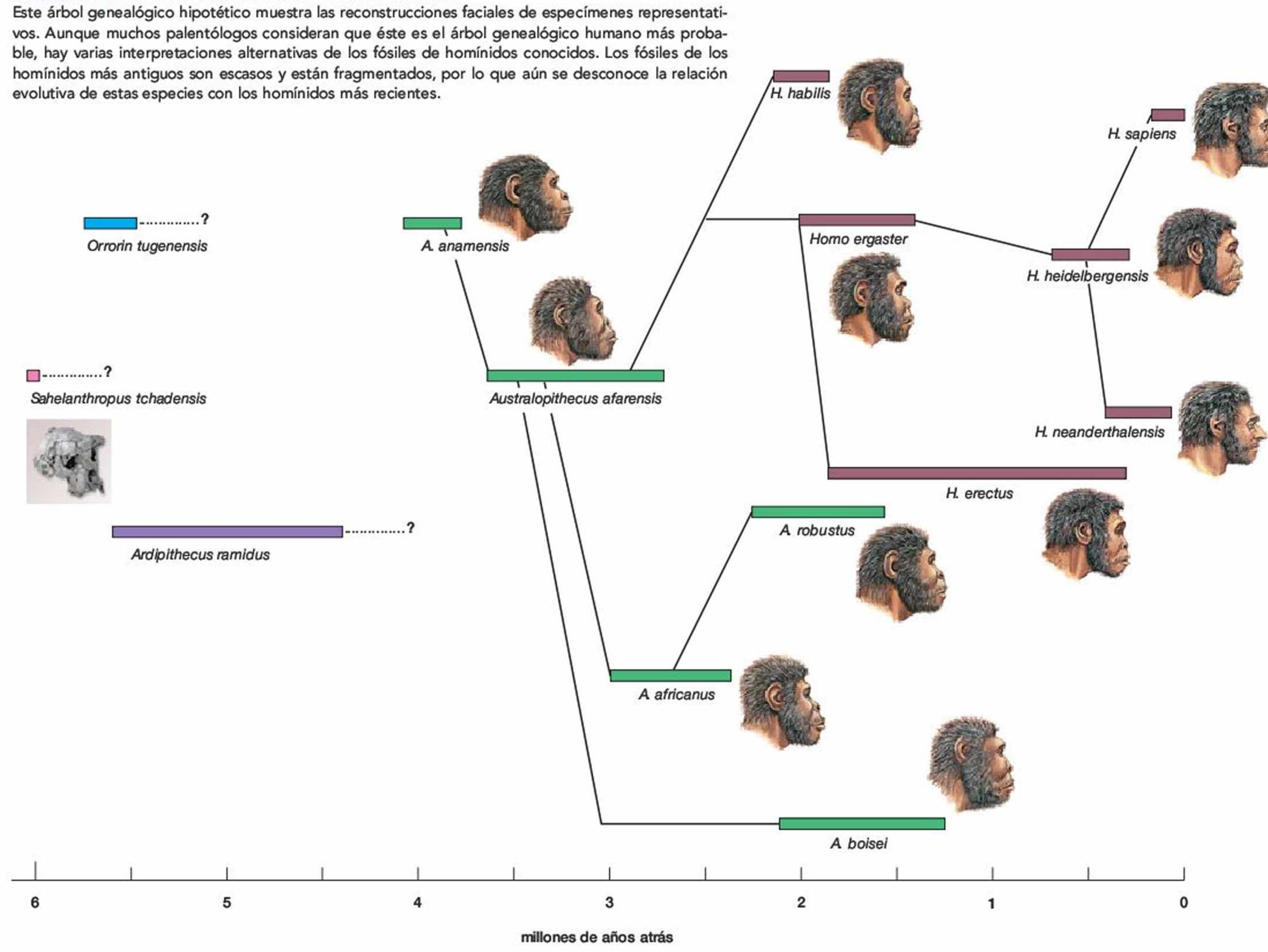
fósiles que aparecieron en rocas cuya antigüedad es de 4 a 6 millones de años. Nuestro conocimiento acerca de estos homínidos es escaso, porque hasta ahora únicamente se han encontrado unos cuantos especímenes, la mayoría en descubrimientos recientes que por lo general incluyen sólo partes pequeñas del esqueleto. Un registro más extenso de la evolución de los primeros homínidos no comienza sino hasta hace aproximadamente 4 millones de años. Esta fecha marca el inicio del registro de fósiles del género *Australopithecus* (**FIGURA 17-14**), un grupo de especies de homínidos africanos, cuyos cerebros eran más grandes que sus prehomínidos antepasados, pero mucho más pequeños que los de los seres humanos modernos.

Los homínidos más antiguos podían mantenerse en pie y caminar erguidos

Los australopitecinos más antiguos (como las diversas especies de *Australopithecus* se denominan en forma colectiva) tenían piernas más cortas con respecto a su estatura, que las de los seres humanos modernos; pero su articulación de la rodilla les permitía estirar sus piernas completamente, de manera que eran capaces de caminar erguidos usando ambas piernas (locomoción bípeda). Las huellas de pies de casi 4 millones de años de antigüedad, descubiertas en Tanzania por la antropóloga Mary Leakey, demostraron que aun los más antiguos australopitecinos caminaban erguidos, cuando menos algunas veces. La postura erguida se pudo haber desarrollado incluso más antiguamente. Los descubridores del *Sahelanthropus* y del *Orrorin* argumentan que los huesos de la pierna y el pie de estos homínidos primitivos tenían características que indican una locomoción bípeda; sin embargo, esta conclusión permanecerá como mera especulación hasta que se encuentren esqueletos más completos de esta especie.

Aún no se han comprendido cabalmente las razones para la evolución de locomoción bípeda entre los homínidos primitivos. Quizá los homínidos que eran capaces erguirse obtuvieron una ventaja al recolectar y transportar el alimento en su hábitat boscoso. Cualquiera que sea la causa, la evolución temprana de la postura erguida era extremadamente importante en la historia evolutiva de los homínidos porque les dio

FIGURA 17-14 Posible árbol evolutivo de los seres humanos
Este árbol genealógico hipotético muestra las reconstrucciones faciales de especímenes representativos. Aunque muchos palentólogos consideran que éste es el árbol genealógico humano más probable, hay varias interpretaciones alternativas de los fósiles de homínidos conocidos. Los fósiles de los homínidos más antiguos son escasos y están fragmentados, por lo que aún se desconoce la relación evolutiva de estas especies con los homínidos más recientes.



libertad para usar las manos al caminar. Posteriormente, los homínidos fueron capaces de llevar armas, manipular herramientas y, con el tiempo, llevar a cabo las revoluciones culturales que son obra del *Homo sapiens* moderno.

Varias especies de *Australopithecus* surgieron en África

La especie de australopitecinos más antigua, representada por dientes, fragmentos de cráneo y huesos del brazo fosilizados, se desenterró cerca de un antiguo lecho lacustre en Kenia, de sedimentos de entre 3.9 y 4.1 millones de años de antigüedad, según el método de fechado con isótopos radiactivos (véase "Investigación científica: ¿Cómo sabemos qué tan antiguo es un fósil?"). Sus descubridores lo llamaron *Australopithecus anamensis* (*anam* significa "lago" en el idioma etíope local). El segundo australopitecino más antiguo, llamado *Australopithecus afarensis*, fue descubierto en la región de Afar de Etiopía. Se han desenterrado restos fósiles de esta especie de hasta 3.9 millones de años de antigüedad. El linaje del *A. afarensis* aparentemente dio origen a, por lo menos, dos formas distintas: a la especie de omnívoros pequeños del *A. africanus* (que era parecido al *A. afarensis* en tamaño y en hábitos alimenticios), y la especie herbívora del *A. robustus* y el *A. boisei*. Todas las especies de australopecinos quizá se extinguieron hace unos 1.2 millones de años, pero uno de ellos (el *A. afarensis* cuya interpretación se muestra en la figura 17-14) dieron origen, primero, a una nueva rama del árbol genealógico de la familia de los homínidos: el género *Homo*.

El género *Homo* se derivó del australopitecino hace 2.5 millones de años

Los homínidos que se asemejan lo suficiente a los seres humanos modernos como para asignarlos al género *Homo*, aparecieron por primera vez en los fósiles de África, cuya antigüedad es de casi 2.5 millones de años. Entre los fósiles *Homo* más primitivos de África están el *H. habilis* (véase la figura 17-14), una especie cuyo cuerpo y cerebro eran más grandes que los de los australopitecinos, aunque conservaron los simiescos brazos largos y las piernas cortas de los ancestros australopitecinos. En contraste, la anatomía esquelética del *H. ergaster*, una especie cuyos fósiles aparecieron primero hace 2 millones de años, tiene proporciones en sus extremidades que se parecen más a los seres humanos modernos. Muchos paleoantropólogos (científicos que estudian los orígenes de la humanidad) creen que esta especie es una rama evolutiva que condujo finalmente a nuestra propia especie, el *H. sapiens*. Desde esta perspectiva, el *H. ergaster* fue el ancestro común de dos ramas distintas de homínidos. La primera rama condujo al *H. erectus*, que fue la primera especie de homínidos en salir de África. La segunda rama proveniente del *H. ergaster*, que condujo finalmente al *H. heidelbergensis*, algunos de los cuales emigraron a Europa y dieron origen al hombre de Neandertal, es decir, al *H. neanderthalensis*. Mientras tanto, en África se separó otra rama del linaje del *H. heilderbergensis*. Esta rama finalmente se convirtió en el *H. sapiens*, el hombre moderno.

La evolución del *Homo* estuvo acompañada por adelantos en la tecnología de las herramientas

La evolución de los homínidos está estrechamente ligada a la invención de herramientas, un sello característico del comportamiento de los homínidos. Las herramientas más antiguas descubiertas hasta la fecha se encontraron en rocas de África oriental de 2.5 millones de antigüedad, época que coincide con el surgimiento inicial del género *Homo*. El *Homo* primitivo, cuyos molares eran mucho más pequeños que los del género australopitecino, pudo haber empleado algunas herramientas de piedra para romper y machacar alimentos duros que le eran muy difíciles de masticar. Los homínidos construyeron sus primeras herramientas al golpear una roca contra otra para quitar fragmentos y obtener un borde filoso. Durante los siguientes varios cientos de miles de años, las técnicas para hacer herramientas en África fueron mejorando de forma paulatina. Hace más o menos 1.7 millones de años, las herramientas se volvieron más complejas. Se logró la simetría en ambos lados de una roca para formar herramientas de doble filo, entre las que se incluían desde hachas de mano para cortar

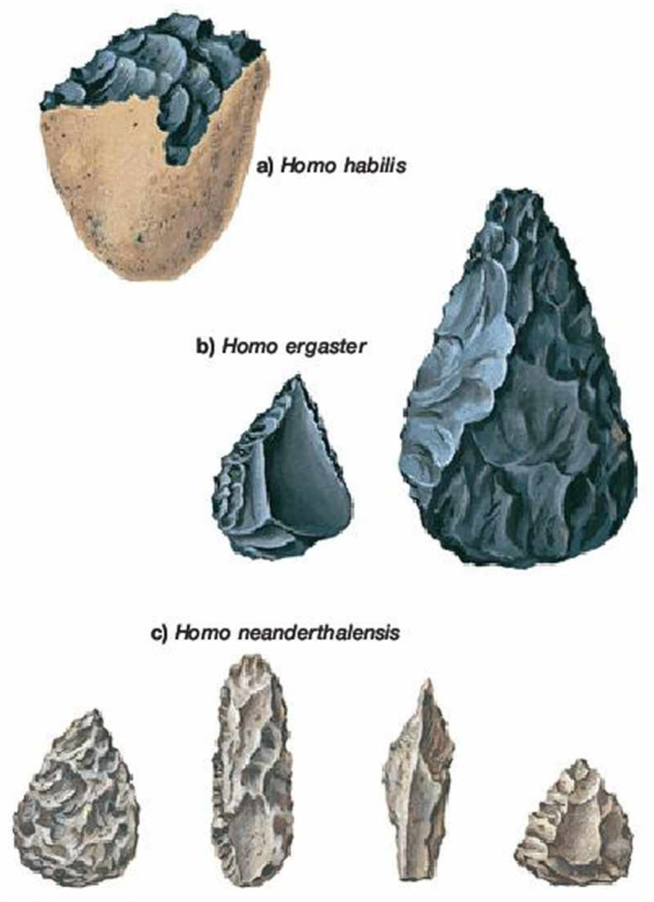


FIGURA 17-15 Herramientas representativas de homínidos
a) El *Homo habilis* produjo sólo herramientas muy rudimentarias para cortar, llamadas *hachas de mano*, por lo general sin tallar en un extremo para asirla con la mano. ***b)*** El *Homo ergaster* logró hacer herramientas más finas; por lo común, las piedras eran filosas en todo su alrededor; cuando menos algunas se ataban a un mango para no tener que sostenerlas con la mano. ***c)*** Las herramientas del hombre de Neanderthal eran obras de arte, con bordes extremadamente filosos al tallarlas para desprender pequeñas hojuelas de piedra. Si se comparan estas armas, observa cómo el número de escamas removidas aumenta de forma progresiva con la correspondiente disminución de su tamaño. Al disminuir el tamaño y al mismo tiempo aumentar el número de hojuelas se logran armas más filosas. Esto sugiere una idea del cuidado con que se hacían dichas herramientas, con mucha paciencia, y un control más fino de los movimientos de la mano, o quizá con todo ello en conjunto.

y desmenuzar, hasta puntas de lanza (**FIGURA 17-15a, b**). El *Homo ergaster* y otros que portaban estas armas con toda seguridad comían carne, quizás obtenida mediante la caza o la búsqueda de restos de presas muertas por otros depredadores. Las herramientas de doble filo fueron llevadas a Europa hace al menos 600,000 años por poblaciones migrantes de *H. heildelbergensis*, y los hombres de Neanderthal descendientes de estos inmigrantes llevaron la construcción de herramientas de piedra a nuevos niveles de destreza y delicadeza (**FIGURA 17-15c**).

Los hombres de Neanderthal tenían cerebros grandes y excelentes herramientas

El hombre de Neanderthal apareció por primera vez en el registro de fósiles europeo hace alrededor de 150,000 años. Hace aproximadamente 70,000 años ya se había diseminado por toda Europa y Asia occidental; sin embargo, hace 30,000 años el hombre de Neanderthal ya se había extinguido.

En contraste con la imagen popular que se tiene del "cavernario" tosco y cargado de hombros, el hombre de Neanderthal era bastante parecido al ser humano moderno en muchos sentidos. Aunque más musculoso, el Neanderthal caminaba completamente erguido, tenía la destreza suficiente para fabricar herramientas de piedra finamente elaboradas, y poseía un cerebro que, en promedio, era ligeramente más grande que el del ser humano moderno. Muchos fósiles del Neanderthal europeo muestran grandes protuberancias óseas en donde van las cejas, así como un cráneo ancho y plano; otros, en especial provenientes de las regiones ubicadas en los alrededores de las costas orientales del mar Mediterráneo, en cierto grado eran físicamente parecidos al *H. sapiens*.

A pesar de las similitudes tanto físicas como tecnológicas entre el *H. neanderthalensis* y el *H. sapiens*, no hay evidencias arqueológicas contundentes de que los Neanderthales hayan desarrollado una cultura adelantada que incluyera realizaciones humanas características como el arte, la música y los rituales. Algunos antropólogos señalan que, debido a que su anatomía esquelética muestra que fueron físicamente capaces de emitir los sonidos requeridos para el habla, los Neanderthales pudieron haber logrado tener cierto lenguaje. Esta interpretación de la anatomía del hombre de Neanderthal, sin embargo, no se acepta de forma unánime. En general, la evidencia disponible de la forma de vida del hombre de Neanderthal es limitada y está abierta a diferentes interpretaciones, por lo que los antropólogos debaten, algunas veces de manera acalorada, acerca de qué tan avanzada llegó a ser la cultura Neanderthal.

Aunque algunos antropólogos sostienen que el hombre de Neanderthal era simplemente una variedad del *H. sapiens*, la mayoría de ellos está de acuerdo en que era una especie separada. Una evidencia importante que apoya esta hipótesis proviene de los investigadores que aislaron el DNA de los esqueletos del Neanderthal y del *H. sapiens* de más de 20,000 años de antigüedad. Estas extracciones de DNA primitivo han permitido a los investigadores comparar las secuencias de nucleótidos de los genes del Neanderthal, con las secuencias de los mismos genes de ambos fósiles y de seres humanos modernos. Las comparaciones demostraron que las secuencias del Neanderthal son muy diferentes de las del ser humano moderno; pero que los seres humanos fósiles y modernos comparten secuencias similares. Tales hallazgos indican que la rama evolutiva que conduce a los Neanderthales se separó del linaje humano ancestral, cientos de miles de años antes de la aparición del *H. sapiens* moderno.

Los seres humanos modernos surgieron hace menos de 200,000 años

El registro de fósiles muestra que los seres humanos anatómicamente modernos aparecieron en África hace cuando menos 160,000 años y posiblemente hasta hace 195,000 años. La ubicación de estos fósiles sugiere que el *Homo sapiens* se originó en África; no obstante, la mayoría de nuestro conocimiento acerca de nuestra historia primitiva proviene de fósiles humanos encontrados en Europa y Oriente Medio, que se conocen de forma colectiva como Cro-Magnon (por la localidad francesa donde originalmente se descubrieron sus restos). El Cro-Magnon apareció hace aproximadamente 90,000 años. Tenía la cabeza en forma de domo, cejas lisas y mentón prominente (como nosotros). Sus herramientas eran instrumentos de precisión similares a los pedernales utilizados hasta hace poco en muchas partes del mundo.

En cuanto al comportamiento, parece que el Cro-Magnon era parecido al Neanderthal, aunque más refinado. Los artefactos de 30,000 años de antigüedad que se han encontrado en sitios arqueológicos del hombre de Cro-Magnon incluyen elegantes flautas de hueso, estupendas esculturas talladas en marfil y evidencia de complejas ceremonias mortuorias (**FIGURA 17-16**). Quizás el logro más extraordinario del Cro-Magnon sean las magníficas pinturas rupestres elaboradas en cuevas de Altamira en España y en Lascaux y Chauvet en Francia (**FIGURA 17-17**). Las pinturas rupestres más antiguas que se han encontrado hasta la fecha tienen más de 30,000



FIGURA 17-16 Tumba del paleolítico
Esta tumba de hace 24,000 años muestra evidencia de que el pueblo Cro-Magnon enterraba a sus difuntos con rituales. El cuerpo se cubría con un tinte conocido como rojo ocre, con un tocado hecho de pequeñas conchas y una herramienta de pedernal en la mano.

años de antigüedad, en las cuales —incluso en las más primitivas— se empleó una técnica artística refinada. Nadie sabe con exactitud con qué finalidad se hicieron tales pinturas, pero son testimonio de que fueron concebidas por mentes tan humanas como las nuestras.

Los hombres de Cro-Magnon y de Neanderthal coexistieron

Los hombres de Cro-Magnon coexistieron con los de Neanderthal en Europa y Oriente Medio durante quizá 50,000 años antes de la desaparición de los Neanderthales. Algunos investigadores creen que los Cro-Magnon se cruzaron extensamente con los Neanderthales, de modo que éstos básicamente fueron absorbidos por la principal corriente genética humana. Otros científicos no están de acuerdo, y citan evidencias como la del DNA de fósil descrita antes, y sugieren que los Cro-Magnon que llegaron después simplemente invadieron y desplazaron de sus territorios a los menos adaptados Neanderthales.

Ninguna de estas hipótesis parece ser la indicada para explicar satisfactoriamente cómo dos clases de homínidos pudieron habitar las mismas regiones geográficas durante tanto tiempo. La persistencia en una misma región de dos grupos similares, aunque distintos, durante decenas de miles de años parece incongruente tanto con el cruzamiento como con la competencia directa. Tal vez la competencia entre el *H. neanderthalensis* y el *H. sapiens* fue indirecta, de manera que las dos especies fueron capaces de coexistir durante un tiempo en el mismo hábitat, hasta que la capacidad superior del *H. sapiens* aprovechó los recursos disponibles y lentamente fue expulsando a los Neanderthal hasta su total extinción.

Varias oleadas de homínidos emigraron de África

El árbol genealógico de los seres humanos tiene sus raíces en África; no obstante, los homínidos lograron salir de este continente en diversas ocasiones. El *H. erectus*, por ejemplo, llegó al Asia tropical hace casi 2 millones de años y aparentemente vivió ahí, y con el tiempo se fue esparciendo a lo largo de Asia. Asimismo, el *H. heidelbergensis* llegó a Europa hace al menos unos 780,000 años. Cada vez es más evidente que el género *Homo* realizó en forma repetida emigraciones hacia lugares muy distantes, que iniciaba tan pronto como evolucionaba la anatomía de sus extremidades. Lo que no es tan claro es cómo este desplazamiento se relaciona con el origen del *H. sapiens* moderno. De acuerdo con la hipótesis del "remplazo africano" (la base del escenario esbozado antes), el *H. sapiens* surgió en África y se dispersó hace menos de 150,000 años, diseminándose hacia el Cercano Oriente, Europa y Asia, y remplazando a todos los demás homínidos (**FIGURA 17-18a**). No obstante, algunos paleoantropólogos consideran que las poblaciones de *H. sapiens* evolucionaron simultáneamente en muchas regiones, a partir de las poblaciones ya diseminadas del *H. erectus*. Según esta hipótesis del "origen multirregional", las continuas migraciones y cruzas entre poblaciones de *H. erectus*, en diferentes regiones del mundo, las conservaron como una especie única, a medida que evolucionaron de forma gradual hasta el *H. sapiens* (**FIGURA 17-18b**). Aunque un número cada vez mayor de estudios del DNA del ser humano moderno apoyan el modelo del remplazo africano sobre el origen de nuestra especie, ambas hipótesis son consistentes con el registro de fósiles. Por consiguiente, la pregunta permanece sin respuesta definitiva.

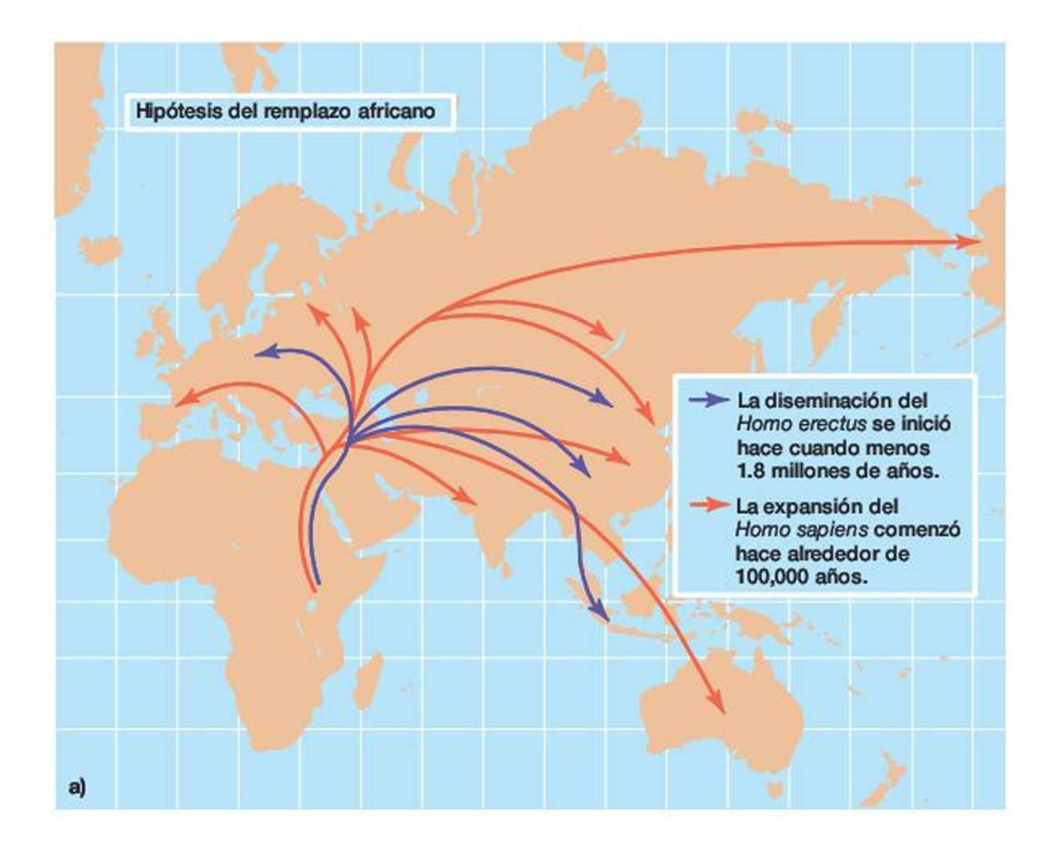


FIGURA 17-17 El arte del pueblo Cro-Magnon
Pinturas rupestres del pueblo Cro-Magnon, extraordinariamente conservadas debido a las condiciones subterráneas constantes en una cueva de Lascaux, Francia.

El origen evolutivo de los cerebros grandes quizás esté relacionado con el consumo de carne

Las características físicas principales que nos diferencian de nuestros parientes más cercanos, los simios, son nuestros cerebros grandes y altamente desarrollados, y la postura erecta. Como se describió antes, la postura erguida surgió en forma muy temprana en la evolución de los homínidos, y éstos caminaron erguidos durante varios millones de años antes del surgimiento de la especie *Homo* con cerebro grande. ¿Qué circunstancias originaron la evolución en el aumento del tamaño del cerebro? Se han propuesto muchas explicaciones, pero se tiene disponible muy poca evidencia directa: las hipótesis acerca de los orígenes evolutivos de los cerebros grandes son necesariamente especulativas.

Una explicación propuesta sobre el origen de los cerebros grandes sugiere que éstos evolucionaron como respuesta a las cada vez más complejas interacciones sociales. En particular, la evidencia fósil sugiere que, hace aproximadamente 2 millones de años, la vida social de los homínidos comenzó a incluir un nuevo tipo de actividad: la caza comunitaria de animales grandes. El acceso resultante a cantidades significativas de carne debió fomentar la necesidad de idear métodos para la distribución de este valioso y limitado recurso entre los miembros del grupo. Algunos antropólogos suponen que los individuos más capaces para manejar esta interacción social tuvieron más éxito para obtener una mayor porción de carne, y usarla para su propio beneficio. Quizás esta interacción social se realizó mejor por los individuos con cerebros más grandes y poderosos y, por lo tanto, la selección natural favoreció a tales individuos. Las observaciones de las sociedades de chimpancés han demostrado que la distribución de la carne de animales cazados por un grupo a menudo implicaba com-



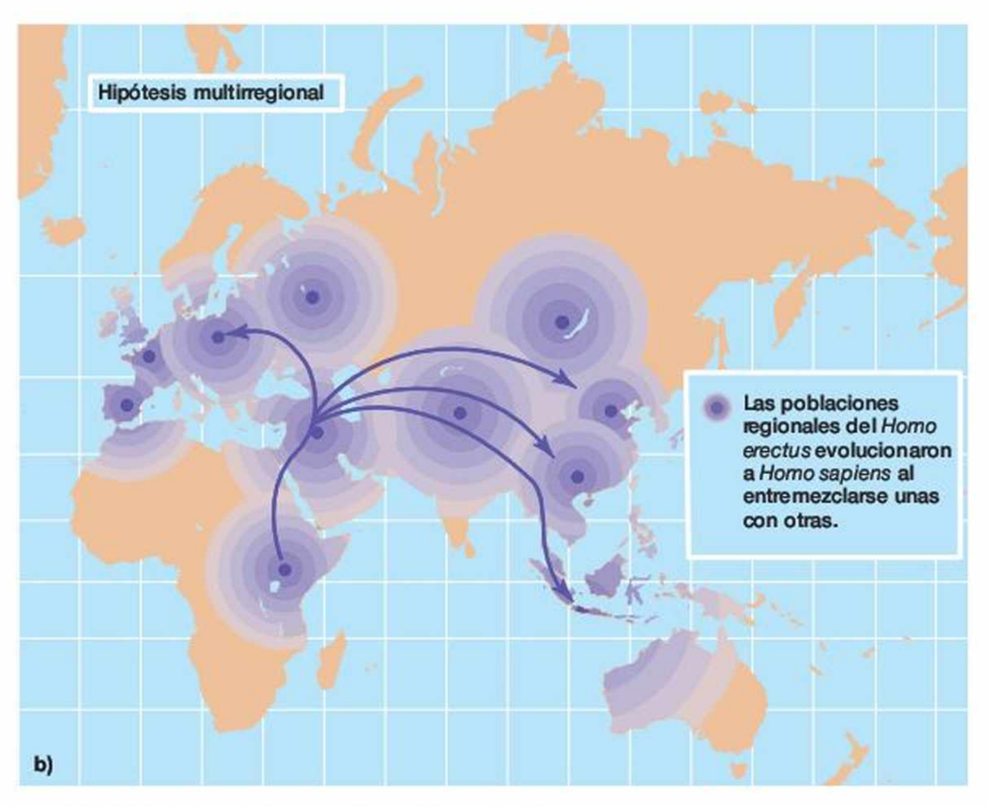


FIGURA 17-18 Competencia entre las hipótesis acerca de la evolución del *Homo sapiens*
a) La hipótesis del "remplazo africano" sugiere que el *H. sapiens* evolucionó en África, luego migró hacia Cercano Oriente, Europa y Asia, desplazando a las otras especies de homínidos que estaban presentes en aquella regiones. ***b)*** La hipótesis "multirregional" sugiere que las poblaciones de *H. sapiens* evolucionaron simultáneamente en muchas regiones, a partir de las ya muy difundidas poblaciones del *H. erectus*. **PREGUNTA: Los paleontólogos descubrieron recientemente fósiles de homínidos con características de los seres humanos modernos, en sedimentos de 160,000 años de antigüedad en África. ¿Qué hipótesis apoya esta nueva evidencia?**

plejas interacciones sociales, en las cuales la carne se usaba para formar alianzas, devolver favores, tener acceso a parejas sexuales, pacificar a los rivales, etcétera. Quizá la habilidad mental requerida para planear, evaluar y recordar tales interacciones fue la fuerza impulsora detrás de la evolución de nuestros cerebros grandes e inteligentes.

El origen evolutivo de la conducta humana es altamente especulativo

Incluso después de la evolución de cerebros comparativamente grandes en especies como el *H. erectus*, pasaron más de un millón de años antes del origen de los seres humanos modernos y de sus cerebros muy grandes. Y aun después de la primera aparición del *H. sapiens* moderno, transcurrieron más de 100,000 años antes de que surgiera cualquier evidencia arqueológica de las características distintivamente humanas, que fueron posibles gracias a un cerebro grande: el lenguaje, el pensamiento abstracto y la cultura avanzada. El origen evolutivo de tales rasgos humanos es otra pregunta que permanece sin respuesta, en parte porque nunca se ha encontrado evidencia directa de la transición hacia una cultura avanzada. Los seres humanos primitivos capaces de tener un lenguaje y pensamientos simbólicos no necesariamente crearon artefactos que indicaran dichas habilidades. Podemos descubrir algunas pistas al estudiar a nuestros parientes simios, quienes manifiestan versiones menos complejas de muchas conductas y procesos mentales humanos. Su comportamiento sería parecido al de los homínidos ancestrales. No obstante, el origen tardío y aparentemente rápido de la compleja cultura humana sigue siendo un enigma.

La evolución cultural de los seres humanos es ahora mucho más rápida que la evolución biológica

En los últimos milenios, la evolución humana ha estado dominada por la *evolución cultural*, es decir, la transmisión de conductas aprendidas de generación en generación. Nuestro reciente éxito evolutivo, por ejemplo, fue generado no tanto por nuevas adaptaciones físicas, sino por una serie de revoluciones culturales y tecnológicas. La primera de esas revoluciones fue la invención de herramientas, que se inició con los primeros homínidos. Las herramientas incrementaron la eficiencia para conseguir alimentos y refugios, de manera que se favoreció el hecho de que creciera el número de individuos capaces de sobrevivir dentro de un ecosistema dado. Hace aproximadamente 10,000 años, la cultura humana tuvo una segunda revolución cuando la gente descubrió cómo cultivar plantas y cómo domesticar animales. Esta revolución agrícola incrementó de manera significativa la cantidad de alimento que podía extraerse del entorno, y así la población humana aumentó vertiginosamente desde casi 5 millones en los albores de la agricultura, hasta cerca de 750 millones en 1750. La revolución industrial que sucedió después dio origen a la economía moderna y a las mejoras relacionadas en materia de salud pública. Una mayor expectativa de vida y una menor tasa de muertes infantiles condujeron a un verdadero crecimiento explosivo de la población, ya que en la actualidad somos más de 6000 millones de personas.

La evolución cultural humana y los incrementos inherentes en las poblaciones influyeron de manera significativa en la continua evolución biológica de otras formas de vida. Nuestras manos hábiles y mentes ágiles han transformado muchos de los hábitat terrestres y acuáticos del planeta. Los seres humanos nos hemos convertido en el agente individual más abrumador de la selección natural. En palabras del finado biólogo Stephen Jay Gould, "hemos llegado a ser, en virtud de un glorioso accidente evolutivo llamado inteligencia, los administradores de la continuidad de la vida en la Tierra. No pedimos que se nos asignara ese papel, pero no podemos rechazarlo. Quizá no seamos los más adecuados para desempeñarlo, pero aquí estamos".

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

GENTE PEQUEÑA, HISTORIA GRANDE



Para mucha gente, el descubrimiento del *Homo floresiensis* fue emocionante en parte porque ello sugirió la idea de que nuestra especie podría tener parientes más cercanos de los que sospechábamos, y que cuando menos algunos de ellos vivieron tentadoramente cerca del presente. Además, la idea de una sociedad de seres humanos de corta estatura parece tener un atractivo inherente. Sin embargo, el descubrimiento hace que surjan muchas preguntas fascinantes sobre la evolución.

Algunas de tales preguntas están relacionadas con los antepasados del *H. floresiensis*. Algunas de las pistas apuntan hacia un escenario intrigante. Primero, la única evidencia del hogar del homínido primitivo en la isla Flores consiste en las herramientas de piedra que se encontraron en un sitio con 840,000 años de antigüedad. La edad y lo rudimentario de las herramientas sugieren que probablemente las dejó el *H. erectus*, el único homínido que se sabe estuvo en Asia en aquellos tiempos. Así que el *H. floresiensis* pudo ser descendiente de una población de *H. erectus* que se aisló en Flores. Esta conclusión se basa en algunas semejanzas anatómicas entre el *H. floresiensis* y el *H. erectus*. Curiosamente el *H. floresiensis* se parece más a los especímenes de *H. erectus* encontrados en un sitio con una antigüedad de 1.8 millones de años en Asia central, que con los especímenes mucho más jóvenes del *H. erectus* que se encontraron en sitios relativamente cercanos a otras islas indonesias. Quizás el *H. floresiensis* descendió de una oleada muy temprana de migrantes *erectus*.

Independientemente de cuál grupo de homínidos dio origen al *H. floresiensis*, no resulta obvia la manera en que las poblaciones ancestrales llegaron a la isla. A diferencia de algunas otras islas, Flores nunca estuvo conectada a tierra firme. Por lo general, los arqueólogos están de acuerdo en que los homínidos no construyeron botes, sino hasta hace 60,000 años. Entonces, ¿cómo llegó el *H. erectus* a Flores hace casi 800,000 años antes de la invención de los botes? Tal vez se desplazaron usando montículos de vegetación flotantes.

Otra pregunta interesante acerca del *H. floresiensis* es qué causó que su estatura fuera pequeña. Las especies de animales grandes que se encuentran aisladas en islas algunas veces evolucionan a cuerpos más pequeños. Por ejemplo, los elefantes que habitaron la isla de Flores, ahora extintos, medían solamente 1.20 metros de altura. Los biólogos sugieren que la ausencia de depredadores grandes en la mayoría de las islas elimina muchos de los beneficios de tener un gran tamaño, confiriendo así la ventaja a los individuos más pequeños que requieren menos alimentos. ¿Este tipo de dinámica impulsó la evolución de tener corta estatura en el *H. floresiensis*? ¿Están los cuerpos de los homínidos, que tienen armas para defenderse contra los depredadores y herramientas para ayudarse a obtener alimentos, sujetos a las mismas presiones evolutivas que dan forman a los cuerpos de otros animales?

Piensa en esto El *H. floresiensis* se encontró en una isla. Si estuvieras buscando una evidencia de otras especies de homínidos recientes sin descubrir, ¿concentrarías tu búsqueda en las islas? ¿Por qué? ¿En qué regiones del mundo buscarías?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

17.1 ¿Cómo empezó la vida?

Antes de que surgiera la vida, los relámpagos, la luz ultravioleta y el calor formaron las moléculas orgánicas a partir del agua y de los componentes de la atmósfera terrestre primigenia. Estas moléculas probablemente incluían ácidos nucleicos, aminoácidos, proteínas cortas y lípidos. Por casualidad, algunas moléculas de RNA quizás hayan tenido propiedades enzimáticas, catalizando así la formación de copias de sí mismas, a partir de los nucleótidos en las aguas de la Tierra. Estas moléculas pudieron ser las precursoras de la vida. Las microesferas de proteínas y lípidos que encerraban estas ribozimas quizá formaron la primera protocélula.

17.2 ¿Cómo eran los organismos primitivos?

Los fósiles más antiguos, de cerca de 3500 millones de años, provienen de células procariotas que se alimentaban al absorber las moléculas orgánicas sintetizadas del ambiente. Como no había oxígeno libre en la atmósfera, su metabolismo energético debió haber sido anaeróbico. A medida que se multiplicaron las células, agotaron las moléculas orgánicas que se habían formado por la síntesis prebiótica. Algunas células desarrollaron la capacidad de sintetizar sus propias moléculas alimentarias, utilizando las moléculas inorgánicas sencillas y la energía de la luz solar. Estas células fotosintéticas primitivas fueron probablemente los antepasados de las actuales cianobacterias.

La fotosíntesis libera oxígeno como subproducto y, hace unos 2200 millones de años, se acumularon en la atmósfera cantidades importantes de oxígeno libre. El metabolismo aeróbico, el cual genera más energía celular que el metabolismo anaeróbico, probablemente surgió por aquel entonces.

Las células eucarióticas evolucionaron hace alrededor de 1700 millones de años. Las primeras células eucarióticas probablemente surgieron como asociaciones simbióticas entre las células procarióticas depredadoras y otras bacterias. Las mitocondrias pudieron haber evolucionado a partir de las bacterias aeróbicas fagocitadas por células depredadoras. De manera similar, los cloroplastos tal vez hayan evolucionado a partir de cianobacterias fotosintéticas.

Web tutorial 17.1 La hipótesis de los endosimbiotas

17.3 ¿Cómo eran los primeros organismos multicelulares?

Los organismos multicelulares evolucionaron a partir de células eucarióticas, y aparecieron primero en los mares hace aproximadamente 1000 millones de años. La multicelularidad ofrece varias ventajas, como un tamaño más grande. En las plantas, el mayor tamaño ofrecía cierta protección contra la depredación. La especialización de las células permitió a las plantas afianzarse en las aguas costeras ricas en nutrimentos y bien iluminadas. En los animales, la multicelularidad les permitía una depredación más eficiente y huir con mayor facilidad de los depredadores. Éstos, a la vez, crearon presiones ambientales para una locomoción más rápida, mejores sentidos y mayor inteligencia.

17.4 ¿Cómo llegó la vida a la tierra firme?

Los primeros organismos terrestres probablemente fueron las algas. Las primeras plantas terrestres multicelulares aparecieron hace alrededor de 400 millones de años. Aunque la vida en tierra firme requería de adaptaciones especiales para el soporte del cuerpo, la reproducción y la adquisición, distribución y retención del agua, la tierra firme ofrecía también abundante luz solar y protección contra los herbívoros acuáticos. Poco después de que las plantas evolucionaron, los artrópodos invadieron la tierra firme. La ausencia de depredadores y la abundancia de plantas terrestres en busca de alimento probablemente facilitaron la invasión de la tierra por los animales.

Los primeros vertebrados terrestres evolucionaron de los peces con aleta lobular, que tenían aletas como patas y un pulmón primitivo. Un grupo de estos peces evolucionó en anfibios hace cerca de 350 millones de años. Los reptiles evolucionaron a partir de los anfibios, con varias adaptaciones adicionales para la vida terrestre: huevos impermeables que se depositaban en tierra firme, piel impermeable y mejores pulmones. Las aves y los mamíferos evolucionaron de forma independiente a partir de grupos de reptiles diferentes. Un adelanto principal en la evolución tanto de las aves como de los mamíferos fue el aislamiento de la superficie corporal mediante plumaje o pelaje.

17.5 ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida?

La historia de la vida se ha caracterizado por la constante rotación de especies, ya que conforme algunas se extinguen, son remplazadas por otras nuevas. La extinción en masa, en la cual desaparece un gran número de especies en un tiempo relativamente corto, ocurre periódicamente. Las extinciones en masa fueron quizá causadas por alguna combinación de cambios climáticos y sucesos catastróficos, como erupciones volcánicas e impactos de meteoritos.

Web tutorial 17.2 Desplazamiento de continentes a partir de la tectónica de placas

17.6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

Un grupo de mamíferos evolucionó en primates que vivían en los árboles, que fueron los antepasados de los simios y de los seres humanos. Los linajes de simios y seres humanos divergieron hace de 7 a 8 millones de años. Los fósiles de homínidos más antiguos conocidos tienen de 6 a 7 millones de años de antigüedad y se encontraron en África. El primer linaje bien conocido de homínidos, el australopitecino, surgió en África hace aproximadamente 4 millones de años. Estos homínidos caminaban erguidos, tenían cerebros más grandes que sus ancestros y fabricaban herramientas primitivas bien labradas. Un grupo de australopitecinos dio origen a un linaje de homínidos del género *Homo*, del cual a la vez surgieron los seres humanos modernos.

TÉRMINOS CLAVE

anfibio *pág. 355*
artrópodo *pág. 354*
conífera *pág. 354*
eucariótica *pág. 349*
exoesqueleto *pág. 354*
extinción en masa *pág. 357*
generación espontánea *pág. 344*
hipótesis endosimbiótica *pág. 349*
homínido *pág. 359*
mamífero *pág. 356*
peces con aleta lobular *pág. 354*
primate *pág. 358*
procariota *pág. 347*
protocélula *pág. 346*
tectónica de placas *pág. 357*
reptil *pág. 355*
ribozima *pág. 346*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. ¿Cuál es la evidencia de que la vida pudo haberse originado a partir de la materia inanimada en la Tierra primigenia? ¿Qué clase de evidencia te gustaría ver antes de que aceptaras esta hipótesis?
2. Si las células primitivas con metabolismo aeróbico fueran mucho más eficientes para producir energía, ¿por qué no generaron la extinción de las células que sólo tienen metabolismo anaeróbico?
3. Explica la hipótesis endosimbiótica acerca del origen de los cloroplastos y las mitocondrias.
4. Indica dos ventajas de la multicelularidad de las plantas y dos ventajas para los animales.
5. ¿Qué ventajas y desventajas hubiera tenido la existencia terrestre para las primeras plantas que invadieron la tierra firme? ¿Y para los animales?
6. Describe las adaptaciones principales que surgieron durante la evolución de los vertebrados, a partir de los peces hasta anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Explica cómo estas adaptaciones incrementaron la eficacia biológica de los diversos grupos para la vida en la tierra firme.
7. Describe la evolución de los seres humanos a partir de los primeros primates. Incluye en tu explicación características como visión binocular, manos prensiles, locomoción bípeda, vida social, elaboración de herramientas y expansión cerebral.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. ¿Qué es evolución cultural? ¿La evolución cultural es más rápida o más lenta que la evolución biológica? ¿Por qué?
2. ¿Piensas que al estudiar a nuestros antepasados se puede arrojar alguna luz sobre la conducta de los seres humanos actuales? ¿Por qué?
3. Un biólogo probablemente contestaría la pregunta que se ha hecho por generaciones de "¿qué es la vida?", diciendo que es "la capacidad para autorreproducirse". ¿Estás de acuerdo con esa definición? Si es así, ¿por qué? Si no estás de acuerdo, ¿cómo definirías la vida en términos biológicos?
4. Las definiciones tradicionales del ser humano han puesto énfasis en "la singularidad de los seres humanos" porque poseemos un idioma y utilizamos herramientas. Pero la mayoría de los animales se comunican con otros individuos de maneras complejas, y muchos vertebrados usan herramientas para realizar tareas. Por un momento supón que eres biólogo del planeta Marte y escribe una descripción taxonómica de la especie *Homo sapiens*.
5. Las extinciones han ocurrido a lo largo de toda la historia de la vida sobre la Tierra. ¿Por qué deberíamos preocuparnos si los seres humanos estamos causando actualmente una extinción en masa?
6. Las hipótesis del "remplazo africano" y el "origen multirregional" de la evolución del *Homo sapiens* hacen una predicción contrastante acerca del alcance y la naturaleza de la divergencia genética entre las razas humanas. Una de ellas predice que las razas son antiguas y altamente diversificadas genéticamente; la otra predice que las razas son jóvenes y poco diversificadas genéticamente. ¿Qué datos te ayudarían a determinar cuál hipótesis está más próxima a la verdad?
7. En términos biológicos, ¿cuál piensas que fue el suceso más significativo en la historia de la vida? Explica tu respuesta.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

De Duve, C. "The Birth of Complex Cells". *Scientific American,* abril de 1996. Descripción narrativa del origen de las células eucarióticas complejas en casos repetidos de endosimbiosis.

Fry, I. *The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview.* Brunswick, NJ: Rutgers University Press, 2000. Un repaso completo de la investigación y las hipótesis sobre el origen de la vida.

Maynard Smith, J. y Szathmary, E. *The Origins of Life: From the Birth of Life to the Origin of Language.* Nueva York: Oxford Univesrsity Press, 1999. Una revisión que estimula el pensamiento sobre los principales cambios que han ocurrido durante 3500 millones de años en la historia de la vida.

Monastersky, R. "The Rise of Life on Earth". *National Geographic*, marzo de 1998. Una descripción cautivadora y bellamente ilustrada sobre las ideas y la evidencia actuales acerca de cómo surgió la vida.

Morwood, M., Sutkina, T. y Roberts, R. "The People Time Forgot". *National Geographic*, abril de 2005. Un relato del descubrimiento del *Homo floresiensis* y las implicaciones del hallazgo, escrito por los paleontólogos que realizaron el descubrimiento.

Tattersall, I. "Once We Were Not Alone". *Scientific American,* enero de 2000. Un panorama general de la historia evolutiva que condujo al moderno *Homo sapiens*, con ilustraciones de algunos de los homínidos que nos antecedieron.

Ward, P. D. *The End of Evolution: On Mass Extinctions and the Preservation of Biodiversity.* Nueva York: Bantam Books, 1994. Un relato cautivador en primera persona de la investigación de un paleontólogo sobre las causas de la extinción masiva.

Zimmer, C. "What Came Before DNA". *Discover*, junio de 2004. Una visión general de la investigación reciente sobre la evolución prebiótica.

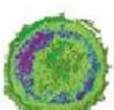
CAPÍTULO

18 Sistemática: Búsqueda de orden en medio de la diversidad



Los biólogos que estudian la historia evolutiva del virus de la inmunodeficiencia humana tipo 1 (VIH-1) descubrieron que este virus, causante del SIDA, probablemente se originó en los chimpancés.

DE UN VISTAZO



ESTUDIO DE CASO EL ORIGEN DE UN ASESINO

UNA DE LAS ENFERMEDADES más aterradoras del mundo es también una de las más misteriosas. El síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA) surgió aparentemente de la nada, y cuando se le reconoció por primera vez en los inicios de la década de 1980, nadie sabía cuál era su causa ni de dónde provenía. Los científicos compitieron para resolver el misterio y, al cabo de unos años, identificaron el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH) como el agente infeccioso causante del SIDA. Una vez identificado el VIH, la atención de los investigadores se volcó hacia la cuestión de su origen.

Para encontrar la fuente del VIH fue necesario aplicar un enfoque evolutivo. Preguntar de dónde proviene el VIH en realidad equivale a preguntar qué clase de virus fue su antecesor. Los biólogos que examinan los asuntos relacionados con la ascendencia reciben el nombre de sistemáticos, quienes buscan establecer categorías de organismos de acuerdo con su historia evolutiva, así como construir clasificaciones que reflejen con precisión la estructura del árbol de la vida. Cuando un sistemático llega a la conclusión de que dos especies están estrechamente emparentadas, significa que ambas comparten un ancestro común reciente a partir del cual evolucionaron.

Los sistemáticos que exploraron la ascendencia del VIH descubrieron que sus parientes más cercanos no se encuentran entre los demás virus que infectan a los seres humanos, sino entre los que infectan a los monos y antropoides. De hecho, las investigaciones más recientes acerca de la historia evolutiva del VIH han permitido concluir que el pariente más cercano del VIH-1 (el tipo de VIH que es el causante principal de la epidemia mundial de SIDA) es una cepa viral que infecta a una subespecie particular de chimpancé que habita en espacios limitados de África occidental. Así pues, el antepasado del virus que ahora conocemos como VIH-1 no evolucionó a partir de un virus ya existente que atacaba a los humanos, sino que de alguna manera debió saltar de los chimpancés de África occidental a los seres humanos.

18.1 ¿CÓMO SE NOMBRAN Y CLASIFICAN LOS ORGANISMOS?

La **sistemática** es la ciencia que estudia la reconstrucción de la **filogenia**, o historia evolutiva. Como parte de sus esfuerzos por descubrir el árbol de la vida, los sistemáticos dan nombre a los organismos y los clasifican en categorías sobre la base de sus relaciones evolutivas. Existen ocho categorías principales: **dominio**, **reino**, **filum**, **clase**, **orden**, **familia**, **género** y **especie**. Estas categorías forman una jerarquía de nichos, en la que cada nivel incluye todos los demás niveles que están por debajo de él. Cada dominio contiene muchos reinos, cada reino contiene muchos filum (a menudo se utiliza el término *fila* como plural), cada filum incluye muchas clases, cada clase incluye muchos órdenes, y así sucesivamente. Conforme se desciende en la jerarquía, se incluyen grupos cada vez más reducidos. En otras palabras, las categorías se van haciendo más estrechas y especifican un grupo cuyo ancestro común es más reciente conforme se desciende. La **tabla 18-1** incluye algunos ejemplos de clasificación de organismos específicos.

Cada especie tiene un nombre único constituido por dos elementos

El **nombre científico** de un organismo se forma a partir de las dos categorías más reducidas: el género y la especie. Cada género incluye un grupo de especies muy estrechamente emparentadas, y cada especie de un género incluye poblaciones de organismos que en principio se pueden cruzar en condiciones naturales. Así, por ejemplo, el género *Sialia* (azulejos) incluye el azulejo oriental *(Sialia sialis),* el azulejo occidental *(Sialia mexicana)* y el azulejo de las montañas *(Sialia currucoides)*; todos ellos son pájaros muy semejantes que normalmente no se cruzan (**FIGURA 18-1**).

Cada nombre científico compuesto de dos elementos es único, por lo que al hacer referencia a un organismo por su nombre científico se elimina cualquier posibilidad de ambigüedad o confusión. Por ejemplo, el ave *Gavia immer* se conoce comúnmente en Norteamérica como somorgujo, en Gran Bretaña como colimbo del norte, y recibe muchos otros nombres en los idiomas de los distintos países donde habita. Pero los biólogos de todo el mundo reconocen el nombre científico en latín *Gavia immer*, con lo cual se superan las barreras del idioma y se hace posible una comunicación precisa.

Hay que advertir que, por convención, los nombres científicos siempre se escriben subrayados o en *cursivas.* La primera letra del nombre del género siempre es mayúscula, y la primera letra del nombre de la especie, minúscula. Nunca se usa sólo el nombre de la especie, sino que siempre va acompañado del nombre de su género.

La clasificación se originó como una jerarquía de categorías

Aristóteles (384-322 a. C.) fue de los primeros en tratar de formular un lenguaje lógico y estandarizado para nombrar a los seres vivos. Sobre la base de características como la complejidad estructural, el comportamiento y el grado de desarrollo al nacer, Aristóteles clasificó alrededor de 500 organismos en 11 categorías. Las categorías de Aristóteles formaban una estructura jerárquica, en la que cada categoría era más incluyente que la ubicada debajo de ella, un concepto que se sigue aplicando en la actualidad.

Tomando como base el trabajo de Aristóteles, y más de 2000 años más tarde, el naturalista sueco Carl von Linné o Carlos Linneo (1707-1778) —quien se llamaba a sí mismo Carolus Linnaeus, una versión latinizada de su nombre— puso los cimientos del sistema moderno de clasificación. Linneo colocó cada organismo en una serie de categorías dispuestas jerárquicamente sobre la base de su semejanza con otras formas de vida, y también introdujo el nombre científico compuesto de género y especie.

Casi 100 años más tarde, Charles Darwin (1809-1882) publicó *El origen de las especies,* donde demostró que todos los organismos están emparentados por un ancestro común. Los biólogos comenzaron entonces a reconocer que las categorías deberían reflejar las líneas del parentesco evolutivo entre los organismos. Cuanto mayor es el número de categorías que dos organismos comparten, más cercana es su relación evolutiva.

Los sistemáticos identifican las características que revelan las relaciones evolutivas

Los sistemáticos se proponen reconstruir el árbol de la vida, pero deben hacerlo sin mucho conocimiento directo de la historia evolutiva. Puesto que no pueden mirar al pasado, deben deducirlo en la medida de lo posible, sobre la base de las similitudes que presentan los organismos vivos. Sin embargo, no todas las semejanzas resultan útiles, ya que algunas se deben a una evolución convergente de organismos que no están estrechamente emparentados y, por consiguiente, no ayudan a inferir la historia evolutiva. En cambio, los sistemáticos valo-

Tabla 18-1 Clasificación de algunos organismos, en la que se refleja su grado de parentesco*

	Ser humano	Chimpancé	Lobo	Mosca de la fruta	Secoya	Girasol
Dominio	**Eukarya**	**Eukarya**	**Eukarya**	**Eukarya**	**Eukarya**	**Eukarya**
Reino	**Animalia**	**Animalia**	**Animalia**	**Animalia**	**Plantae**	**Plantae**
Filum	**Chordata**	**Chordata**	**Chordata**	Arthropoda	Coniferophyta	Anthophyta
Clase	**Mammalia**	**Mammalia**	**Mammalia**	Insecta	Coniferosida	Dicotyledoneae
Orden	**Primates**	**Primates**	Carnivora	Diptera	Coniferales	Asterales
Familia	Hominidae	Pongidae	Canidae	Drosophilidae	Taxodiaceae	Asteraceae
Género	*Homo*	*Pan*	*Canis*	*Drosophila*	*Sequoiadendron*	*Helianthus*
Especie	*sapiens*	*troglodytes*	*lupus*	*melanogaster*	*giganteum*	*annuus*

*Las categorías en negritas son aquellas que comparten dos o más de los organismos clasificados.
Los nombres de géneros y especies siempre se escriben en cursivas o se subrayan.



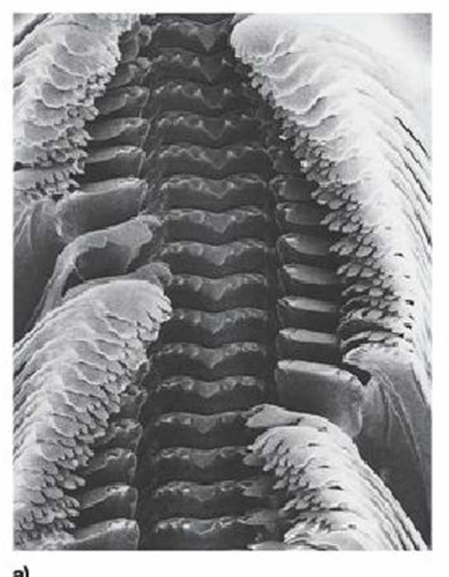


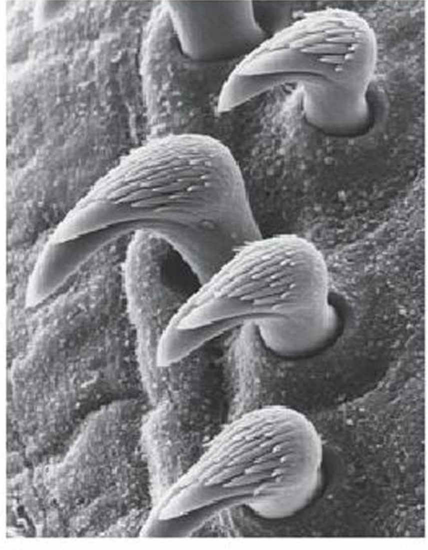
FIGURA 18-1 Tres especies de azulejo
Pese a sus evidentes semejanzas, estas tres especies de azulejo se conservan distintas porque no se cruzan. Las tres especies que se muestran son (de izquierda a derecha) el azulejo oriental (*Sialia sialis*), el azulejo occidental (*Sialia mexicana*) y el azulejo de las montañas (*Sialia currucoides*).

ran las semejanzas que surgen cuando dos clases de organismos comparten una característica porque ambos la han heredado de un ancestro común. Por eso, una de las tareas principales del sistemático es distinguir entre las similitudes informativas que se deben a un ancestro común y las semejanzas menos útiles que son el resultado de una evolución convergente. En su búsqueda de similitudes informativas, los biólogos examinan características de muy diversa índole.

La anatomía desempeña un papel clave en la sistemática

Históricamente, las características distintivas más importantes y útiles han sido las anatómicas. Los sistemáticos examinan detenidamente las similitudes en cuanto a la estructura corporal externa (véase la figura 18-1) y en cuanto a las estructuras internas, como el esqueleto y los músculos. Por ejemplo, las estructuras homólogas, como los huesos dactilares de delfines, murciélagos, focas y seres humanos (véase la figura 14-7) son indicio de un ancestro común. Con el fin de identificar las relaciones entre especies más estrechamente emparentadas, los biólogos utilizan el microscopio para discernir detalles más finos: el número y forma de los "dentículos" de la rádula con aspecto de lengua de un caracol, la forma y posición de las cerdas de un gusano marino o la estructura externa de los granos de polen de una planta en floración (FIGURA 18-2).


a)


b)

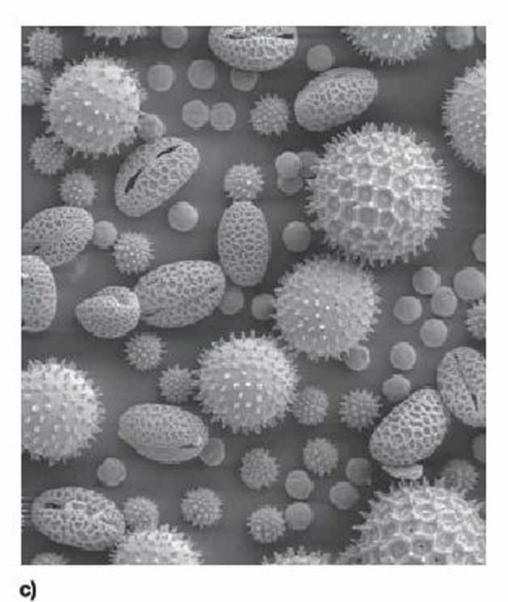

c)

FIGURA 18-2 Las estructuras microscópicas ayudan a clasificar los organismos
a) Los "dentículos" de la rádula con aspecto de lengua de un caracol (una estructura que utiliza para alimentarse), ***b)*** las cerdas de un gusano marino y ***c)*** la forma y las características superficiales de los granos de polen son rasgos potencialmente útiles para hacer la clasificación. Tales estructuras finamente detalladas revelan similitudes entre especies que no son evidentes en estructuras más grandes y visibles.

Las semejanzas moleculares también son útiles para reconstruir la filogenia

Las características anatómicas que comparten organismos emparentados son expresiones de semejanzas genéticas subyacentes, por lo que es razonable esperar que las relaciones evolutivas entre las especies también se reflejen en semejanzas genéticas. Por desgracia, las comparaciones genéticas directas no fueron posibles durante la mayor parte de la historia de la biología. Sin embargo, a partir de la década de 1980, los avances en las técnicas de genética molecular han puesto en marcha una revolución en los estudios de las relaciones evolutivas.

Como resultado de estos avances técnicos, los sistemáticos actuales tienen la posibilidad de usar la secuencia de nucleótidos del DNA (es decir, el genotipo) para investigar el parentesco entre diferentes tipos de organismos. Las especies estrechamente emparentadas tienen secuencias similares de DNA. En algunos casos, la semejanza de las secuencias de DNA se verá reflejada en la estructura de los cromosomas. Por ejemplo, tanto las secuencias de DNA como los cromosomas de los chimpancés y los seres humanos son sumamente parecidos, lo que demuestra que estas dos especies están estrechamente emparentadas (FIGURA 18-3). Algunos de los métodos y descubrimientos fundamentales del análisis genético se examinan en la sección "Investigación científica: La genética molecular pone al descubierto las relaciones evolutivas". El proceso por el que los sistemáticos usan las semejanzas genéticas y anatómicas para reconstruir la hisoria evolutiva se analiza en "De cerca: Reconstrucción de los árboles filogenéticos".

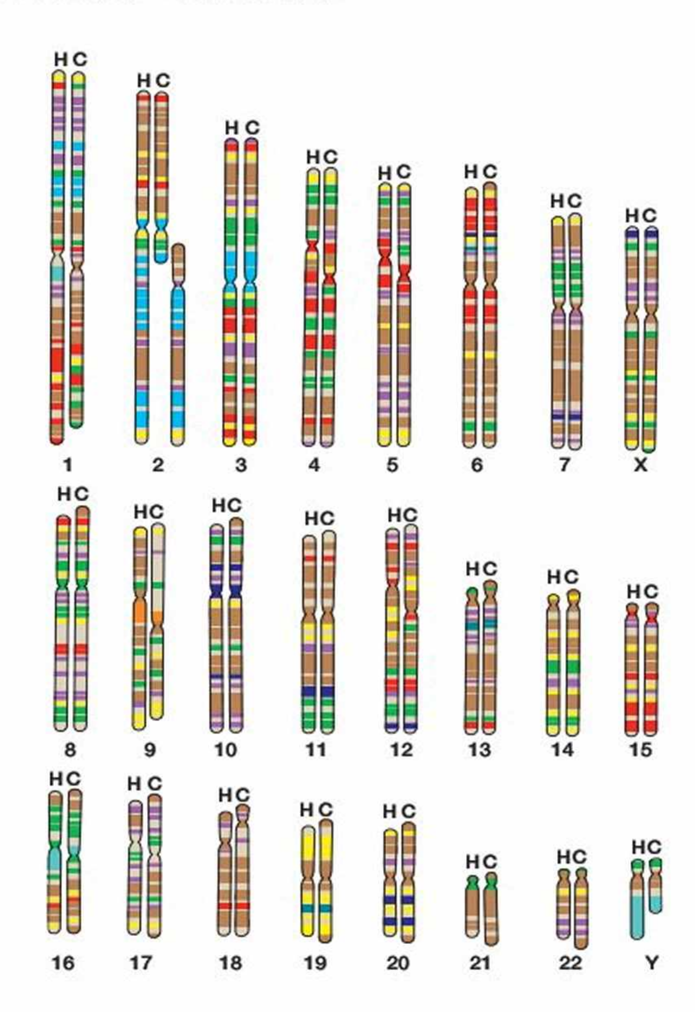


FIGURA 18-3 Los cromosomas de los seres humanos y de los chimpancés son similares
Los cromosomas de especies diferentes se comparan por medio de la distribución de bandas que se hace visible por tinción. La comparación que se ilustra aquí, entre cromosomas humanos (miembro izquierdo de cada par; H) y cromosomas de chimpancé (C), indica que las dos especies son muy similares genéticamente. De hecho, se ha determinado la secuencia de los genomas completos de ambas especies y son idénticos en un 96 por ciento. El sistema de numeración que se muestra es el que se utiliza en los cromosomas humanos; observa que el cromosoma 2 humano corresponde a una combinación de dos cromosomas de chimpancé.

18.2 ¿CUÁLES SON LOS DOMINIOS DE LA VIDA?

Antes de 1970, todas las formas de vida se clasificaban en dos reinos: Animalia y Plantae. Se consideraba a todas las bacterias, hongos y eucariotas fotosintéticos como plantas, y todos los demás organismos se clasificaban como animales. Sin embargo, conforme los científicos aprendían más acerca de los hongos y los microorganismos, se hizo evidente que el sistema de dos reinos simplificaba en exceso la verdadera naturaleza de la historia evolutiva. Para contribuir a corregir este problema, Robert H. Whittaker propuso en 1969 un esquema de clasificación de cinco reinos que fue adoptado finalmente por casi todos los biólogos.

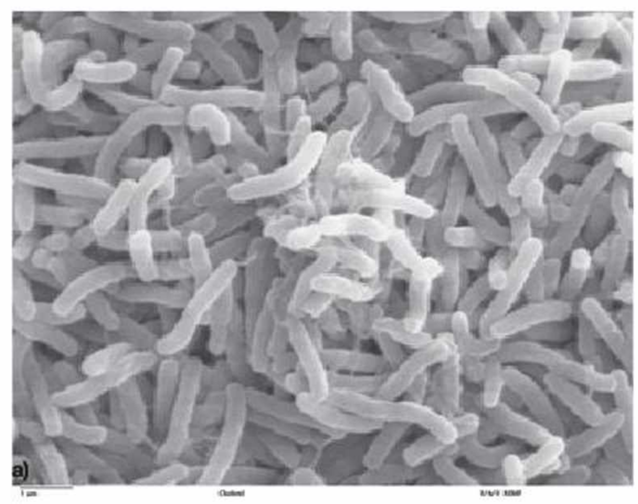
El sistema de cinco reinos mejoró los esquemas de clasificación

El sistema de cinco reinos de Whittaker coloca a todos los organismos procarióticos en un solo reino y divide a los eucariotas en cuatro reinos. La designación de un reino aparte (llamado Monera) para los organismos procarióticos reflejó el reconocimiento de que la trayectoria evolutiva de estos organismos diminutos y unicelulares había divergido de los eucariotas muy temprano en la historia de la vida. Entre los eucariotas, el sistema de cinco reinos reconoció tres reinos de organismos multicelulares (Plantae, Fungi y Animalia) y colocó a todos los restantes, la mayoría de los cuales son eucariotas unicelulares, en un solo reino (Protista).

El sistema de cinco reinos, en tanto que refleja con más exactitud nuestro conocimiento de la historia evolutiva, constituyó un avance respecto al antiguo sistema de dos reinos. Sin embargo, conforme nuestro conocimiento aumenta, se vuelve necesario modificar nuestra perspectiva de las categorías más fundamentales de la vida. La obra innovadora del biólogo Carl Woese demuestra que los biólogos pasaron por alto un suceso fundamental en la historia primitiva de la vida, el cual demanda una nueva y más exacta clasificación.

El sistema de tres dominios refleja con más precisión la historia de la vida

Woese y otros biólogos interesados en la historia evolutiva de los microorganismos han estudiado la bioquímica de los orga-



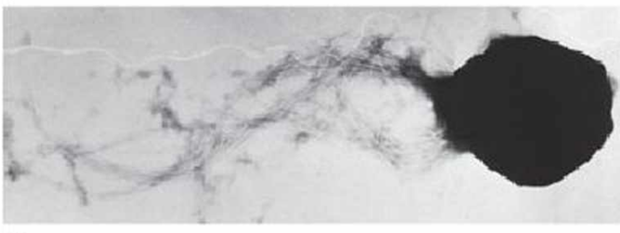


FIGURA 18-4 Dos dominios de organismos procarióticos
Aunque de apariencia similar, **a)** *Vibrio cholerae* y **b)** *Methanococcus jannaschi* tienen un parentesco más lejano que el que existe entre el champiñón y el elefante. *Vibrio* pertenece al dominio Bacteria y *Methanococcus*, al dominio Archaea.

nismos procarióticos. Estos investigadores, concentrando su atención en las secuencias de nucleótidos del RNA presente en los ribosomas, establecieron que lo que hasta entonces se había considerado como el reino Monera se compone en realidad de dos clases muy diferentes de organismos. Woese dio a estos dos grupos los nombres de Bacteria y Archaea (FIGURA 18-4).

Pese a las semejanzas superficiales en cuanto a su apariencia bajo el microscopio, el grupo Bacteria y el Archaea son radicalmente diferentes. Los integrantes de estos dos grupos no tienen un parentesco más cercano entre sí que el que tienen con cualquier eucariota. El árbol de la vida se dividió en tres partes muy al principio de la historia de la vida, mucho antes de que se originaran las plantas, los animales y los hongos. Como resultado de esta nueva comprensión, el sistema de cinco reinos se remplazó por una clasificación que divide la vida en tres dominios: **Bacteria**, **Archaea** y **Eukarya** (FIGURA 18-5).

La clasificación en términos de reinos aún no está totalmente establecida

El cambio a un sistema de tres dominios hizo indispensable que los sistemáticos reexaminaran los reinos dentro de cada dominio, y el proceso de establecer tales reinos aún no concluye. Si aceptamos que las considerables diferencias entre plantas, animales y hongos demandan que cada uno de estos linajes evolutivos conserve su estatus de reino, entonces la lógica de clasificación requiere también que asignemos el estatus de reino a grupos que se derivaron del árbol de la vida antes que estos tres grupos de eucariotas pluricelulares. Siguiendo esta lógica, los sistemáticos reconocen unos 15 reinos entre el dominio Bacteria y tres o más entre el Archaea. Los sistemáticos también reconocen reinos adicionales dentro del dominio Eukarya, lo que refleja un número de divisiones evolutivas muy tempranas dentro del conjunto diverso de eucariotas unicelulares antes agrupados en el reino Protista. Sin embargo, los sistemáticos aún tienen que llegar a un consenso en torno a las definiciones precisas de los nuevos reinos procariota y eucariota, aunque está surgiendo nueva información acerca de la historia evolutiva de los organismos unicelulares. De manera que la clasificación a nivel de reinos se encuentra en un estado de transición, en tanto que los sistemáticos tratan de incorporar la información más reciente.

Las descripciones de este libro acerca de la diversidad de la vida —que aparecen en los capítulos 19 a 24— esquivan el estado aún no definitivo de los reinos de la vida. Los dominios procariotas Archaea y Bacteria se explican sin hacer referencia a las relaciones a nivel de reinos. Los hongos, las plantas y los animales, entre los eucariotas, se consideran unidades evolutivas distintas y el término genérico "protista" designa el conjunto diverso de eucariotas que no son miembros de estos

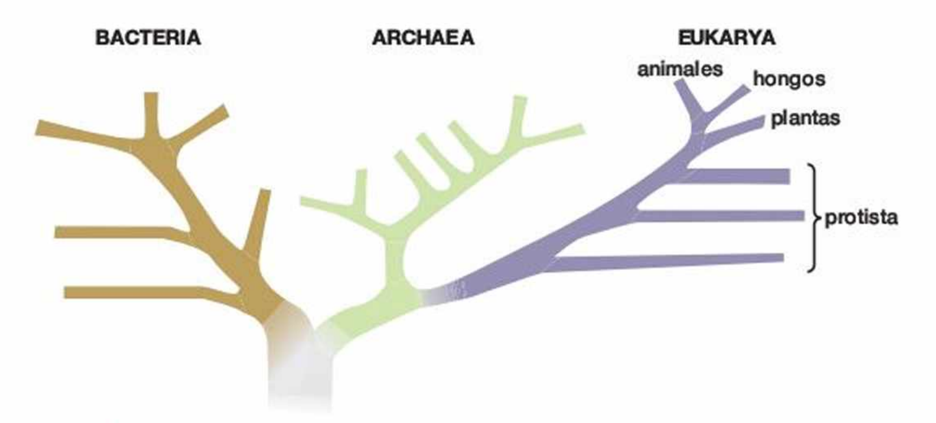


FIGURA 18-5 El árbol de la vida
Los tres dominios de la vida representan las "ramas" más primitivas de la historia evolutiva.

Reconstrucción de los árboles filogenéticos

Los sistemáticos están empeñados en desarrollar un sistema de clasificación que refleje la filogenia (es decir, la historia evolutiva) de los organismos. De ahí que su principal tarea sea reconstruir la filogenia. Reconstruir la historia evolutiva de todos los organismos que habitan la Tierra es, desde luego, una tarea colosal, así que cada sistemático, por lo general, elige trabajar con una porción específica de la historia.

El resultado de una reconstrucción filogenética generalmente se representa en un diagrama. Estos diagramas pueden adoptar diversas formas, pero todos muestran la secuencia de los eventos de ramificación a partir de los cuales las especies ancestrales dieron origen a las especies descendientes. Por esta razón, los diagramas de filogenia normalmente tienen forma de árbol.

Estos árboles representan la filogenia de cualquier conjunto de taxa (el singular es taxón) específicos. Un taxón es una especie con nombre, como *Homo sapiens*, o un grupo de especies con nombre, como los primates, los escarabajos o los helechos. Así que los árboles filogenéticos permiten mostrar la historia evolutiva a diferentes niveles. Por ejemplo, los sistemáticos podrían reconstruir un árbol de 10 especies comprendidas en un género particular de almejas o un árbol de 25 filum de animales o un árbol de tres dominios de la vida.

Después de seleccionar los taxa que se van a incluir, un sistemático está listo para comenzar a construir el árbol. La mayoría de los sistemáticos utilizan el enfoque *cladístico* para reconstruir árboles filogenéticos. De acuerdo con este enfoque, las relaciones entre taxa se ponen de manifiesto mediante la presencia de semejanzas conocidas como *sinapomorfias*. Una sinapomorfia es una característica similar en dos o más taxa porque éstos heredaron una versión "derivada" del rasgo que se modificó a partir de su estado original en un ancestro común. La formación de sinapomorfias se ilustra en la **FIGURA E18-1**.

En el escenario hipotético que se ilustra en la figura E18-1, podemos identificar fácilmente las sinapomorfias porque conocemos el estado ancestral de la característica y los cambios posteriores que tuvieron lugar. Sin embargo, en la vida real, los sistemáticos no tienen conocimiento directo del ancestro, que vivió en el pasado remoto y cuya identidad se desconoce. Sin este conocimiento directo, un sistemático que observa una semejanza entre dos taxa se enfrenta a un desafío. ¿La semejanza observada es una sinapomorfia o tiene alguna otra causa, como la evolución convergente o la herencia común del estado ancestral? El enfoque cladístico provee técnicas para identificar las sinapomorfias, pero la posibilidad de una interpretación errónea subsiste. Para evitar que surjan problemas al identificar equivocadamente las sinapomorfias, los sistemáticos emplean numerosas características al construir un árbol, con lo que reducen al mínimo la influencia de cualquiera de los rasgos individuales.

En la última fase del proceso de construcción de un árbol, el sistemático compara diferentes árboles posibles. Por ejemplo, tres taxa pueden ordenarse en tres diferentes patrones de ramificación (**FIGURA E18-2**). Cada patrón de ramificación representa una hipótesis diferente acerca de la historia evolutiva de los taxa A, B y C. Imagina, por ejemplo, que el sistemático identifica varias sinapomorfias que vinculan a los taxa A y B, pero que no se presentan en el taxón C; además, ha encontrado sólo algunas sinapomorfias que vinculan al taxón B con el C o al taxón A con el C. En este caso, el árbol 1 representa la hipótesis con más fundamento.

Con grandes cantidades de taxa, el número de posibles árboles crece considerablemente. De manera similar, un gran número de características también complica el trabajo de identificar el árbol que se fundamenta más en los datos. Sin embargo, por fortuna, los sistemáticos han desarrollado programas de cómputo complejos que les ayudan a lidiar con estas dificultades.

De acuerdo con el enfoque cladístico, los árboles filogenéticos desempeñan un papel clave en la clasificación. Cada grupo

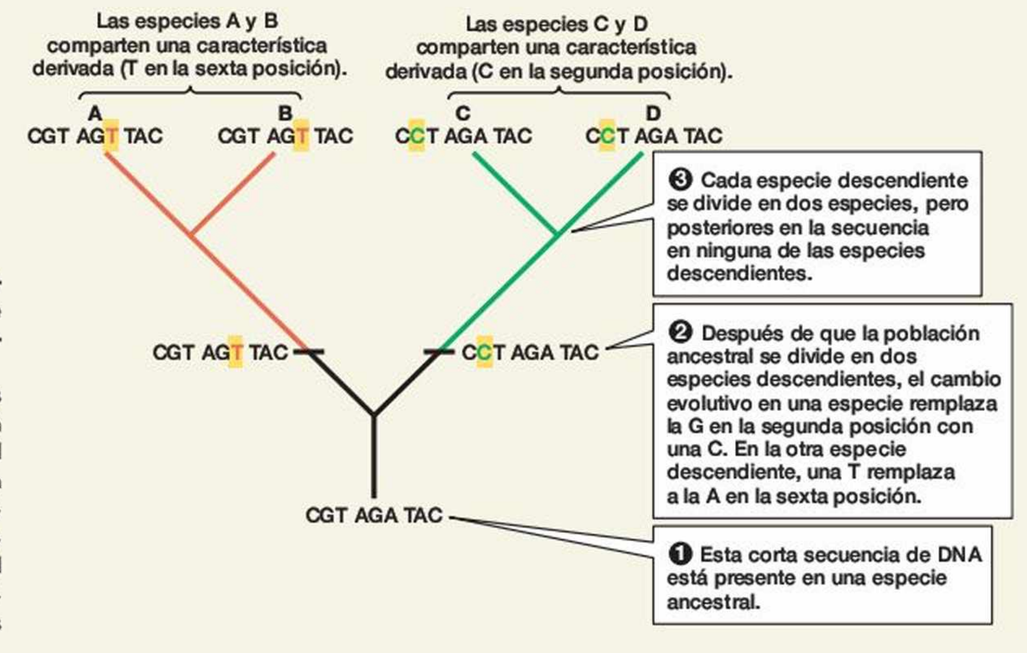


FIGURA E18-1 Los taxa emparentados se vinculan mediante características derivadas compartidas (sinapomorfias) Una característica derivada es aquella que se ha modificado a partir de la versión ancestral del rasgo. Cuando dos o más taxa comparten una característica derivada, se dice que el rasgo compartido es una sinapomorfia. El escenario hipotético que se ilustra aquí muestra cómo surgen las sinapomorfias.

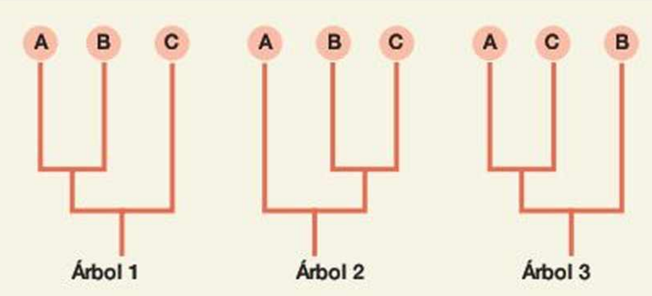


FIGURA E18-2 Los tres posibles árboles para tres taxa

designado en una clasificación sólo debe contener los organismos que están más estrechamente emparentados entre sí que con cualquier otro organismo fuera del grupo. De esta manera, por ejemplo, los miembros de la familia Canidae (que incluye perros, lobos, zorros y coyotes) están más estrechamente emparentados entre sí que con cualquier miembro de otra familia. Otra forma de enunciar este principio es decir que cada grupo designado debe contener *todos* los descendientes vivos de un antepasado común (**FIGURA E18-3a**). En la terminología de la sistemática cladística se dice que tales grupos son *monofiléticos*.

Algunos nombres, especialmente aquellos que se acuñaron antes del enfoque cladístico, designan grupos que contienen algunos de los descendientes, pero no todos, de un antepasado común. Tales grupos son *parafiléticos*. Un grupo parafilético bien conocido es el de los reptiles (**FIGURA E18-3b**). Como se definen históricamente, los reptiles excluyen a las aves, las cuales, ahora se sabe, pertenecen directamente al árbol de la familia de los reptiles. Por consiguiente, los reptiles no incluyen todos los descendientes vivos del antepasado común que dio origen a las serpientes, lagartos, tortugas, cocodrilos y aves. Por eso, los sistemáticos preferirían dejar a un lado la antigua clase Reptilia y utilizar un esquema que nombre sólo los grupos monofiléticos. Sin embargo, es probable que la palabra "reptiles" se quede con nosotros todavía durante algún tiempo, en tanto que mucha gente está acostumbrada a utilizarlo (incluidos los sistemáticos). Después de todo, el término constituye una forma conveniente de describir un grupo de animales que comparten algunas adaptaciones interesantes, aun cuando ese grupo no sea monofilético.

a)

1 2 3 4

Las especies 1, 2, 3 y 4 forman un grupo monofilético que incluye todos los descendientes del ancestro común situado en el punto A.

A

1 2 3 4

Las especies 1, 2 y 4 *no* forman un grupo monofilético porque el grupo no incluye todos los descendientes del ancestro común situado en el punto A.

A

b)

Cocodrilos Aves Serpientes Lagartos Tortugas

El grupo tradicionalmente conocido como el de los reptiles es parafilético.

FIGURA E18-3 Los reptiles no son un grupo monofilético

Sólo los grupos que contienen todos los descendientes de un antepasado común se consideran monofiléticos. **EJERCICIO: Considera la siguiente lista de grupos: 1. protistas, 2. hongos, 3. grandes simios (chimpancés, chimpancés pigmeos, gorilas, orangutanes y gibones), 4. plantas sin semilla (helechos, musgos y hepáticas), 5. procariotas (bacterias y arqueas), 6. animales. Utilizando las figuras 18-5, 18-6 y 21-1 como referencia, identifica los grupos monofiléticos en la lista.**

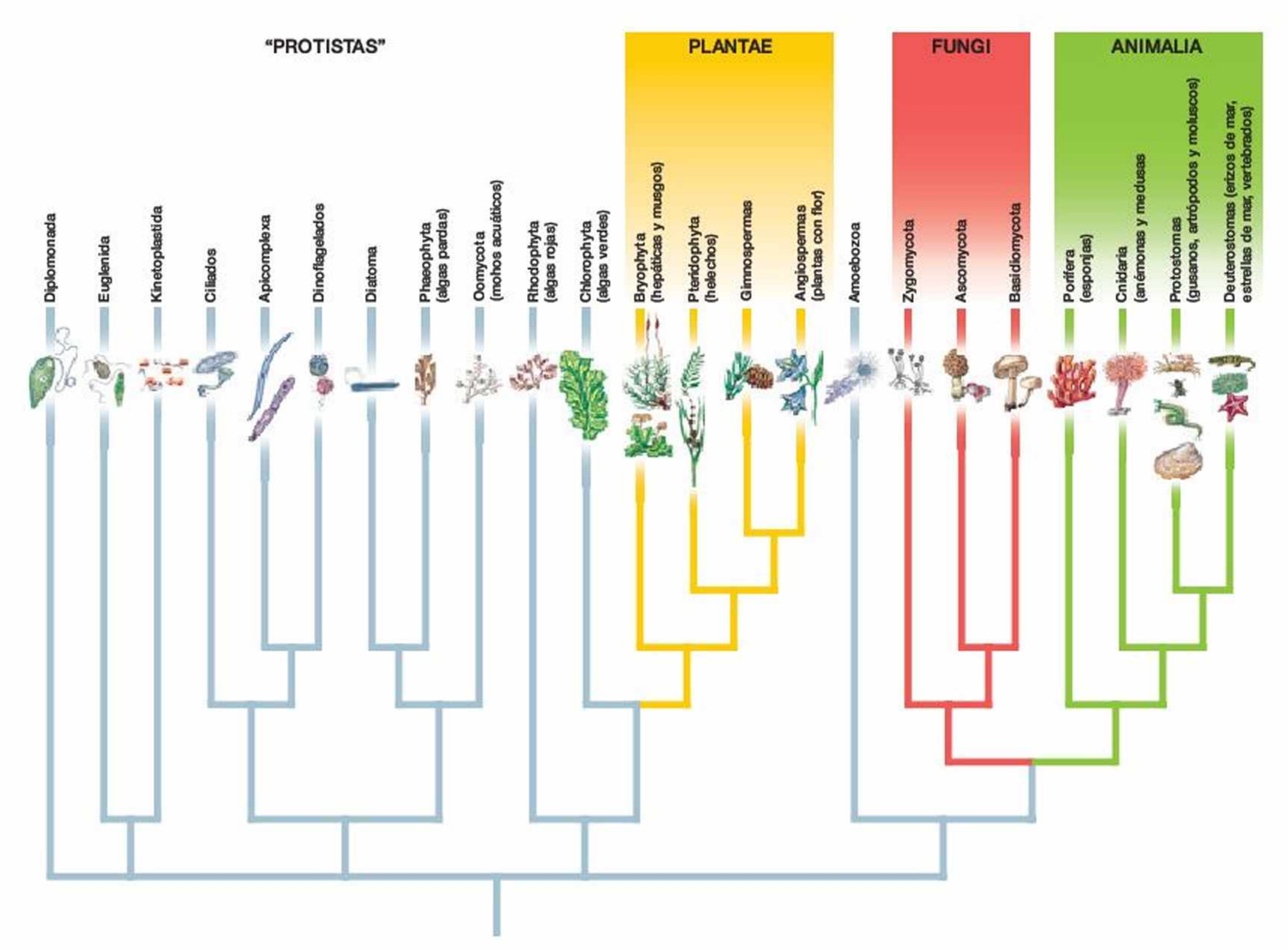


FIGURA 18-6 El árbol eucariótico de la vida en detalle
Aquí se muestran algunos de los principales linajes evolutivos dentro del dominio Eukarya. El término "protista" se refiere a los numerosos eucariotas que no son plantas ni animales ni tampoco hongos.

tres reinos. La **FIGURA 18-6** muestra las relaciones evolutivas entre algunos miembros del dominio Eukarya.

18.3 ¿POR QUÉ CAMBIAN LAS CLASIFICACIONES?

Como lo demuestra el surgimiento del sistema de tres dominios, las hipótesis de relaciones evolutivas que son la base de la clasificación están sujetas a revisión conforme surgen nuevos datos. Incluso los dominios y reinos, que representan ramificaciones antiguas y profundas del árbol de la vida, en ocasiones deben modificarse. Los cambios de este tipo en los niveles superiores de clasificación se producen sólo raras veces, pero en el otro extremo de la clasificación jerárquica, entre las designaciones de las especies, las revisiones son más frecuentes.

La designación de las especies cambia cuando se descubre nueva información

Conforme los investigadores descubren nueva información, los sistemáticos por lo regular proponen cambios en la clasificación en el nivel de las especies. Por ejemplo, todavía hasta hace poco, los sistemáticos reconocían dos especies de elefantes: el africano y el asiático. Ahora, sin embargo, reconocen tres especies de elefantes; el que antes se conocía como elefante africano ahora se divide en dos especies: el elefante de la sabana y el elefante de la selva. ¿A qué se debe el cambio? El análisis genético de los elefantes en África reveló que hay poco flujo de genes entre los elefantes que habitan en la selva y los que viven en la sabana. Los dos grupos no son más parecidos genéticamente que los leones y los tigres.

La definición de especie biológica en ocasiones es difícil o imposible de aplicar

En ciertos casos, los sistemáticos se encuentran ante la imposibilidad de afirmar con certeza dónde termina una especie y dónde comienza otra. Como señalamos en el capítulo 16, los organismos de reproducción asexual plantean una dificultad especial para los sistemáticos, porque el criterio de cruza (la base de la definición de "especie biológica" que hemos utilizado en este texto) no sirve para distinguir entre las especies. Lo inoperante de este criterio en los estudios de organismos asexuales deja amplio espacio para el desacuerdo de los investigadores acerca de cuáles poblaciones asexuales constituyen una especie, sobre todo cuando se comparan grupos que

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA La genética molecular pone al descubierto las relaciones evolutivas

La evolución es el resultado de la acumulación de cambios heredados en las poblaciones. Puesto que el DNA es la molécula de la herencia, los cambios evolutivos deben reflejarse necesariamente en cambios del DNA. Lo sistemáticos han sabido desde hace mucho tiempo que la comparación del DNA dentro de un grupo de especies sería un método muy poderoso para inferir las relaciones evolutivas, pero el acceso directo a la información genética fue sólo un sueño durante casi toda la historia de la sistemática. Sin embargo, en la actualidad, la determinación de **secuencias de DNA**, es decir, el establecimiento de las secuencias de nucleótidos en los segmentos de DNA, es un procedimiento relativamente económico, fácil y ampliamente disponible. La *reacción en cadena de la polimerasa* (PCR; véase el capítulo 13) permite a los sistemáticos acumular con facilidad grandes muestras de DNA de organismos, y máquinas automatizadas hacen de la determinación de secuencias una tarea relativamente sencilla. Esta técnica se ha convertido rápidamente en una de las herramientas principales para conocer la filogenia.

La lógica en la que se fundamenta la sistemática molecular es sencilla. Se basa en la observación de que cuando una sola especie se divide en dos, la poza génica de cada especie resultante comienza a acumular mutaciones. Sin embargo, las mutaciones concretas de cada especie serán diferentes porque cada una evoluciona ahora de forma independiente, sin flujo de genes entre ambas. Conforme pasa el tiempo, se acumulan cada vez más diferencias genéticas. De esta forma, si un sistemático obtiene secuencias de DNA de representantes de ambas especies, puede comparar las secuencias de nucleótidos de las dos especies en cualquier punto dado del genoma. Un número menor de diferencias indica organismos más estrechamente emparentados.

Para poner en práctica los sencillos principios antes descritos, generalmente se necesita un razonamiento algo más refinado. Por ejemplo, la comparación de secuencias se vuelve mucho más compleja cuando un investigador se da a la tarea de evaluar las relaciones entre 20 o 30 especies. Por fortuna, los matemáticos y los programadores de computadoras han ideado algunos métodos muy ingeniosos para comparar un gran número de secuencias y deducir la filogenia que mejor explica las diferencias de secuencias observadas.

Los sistemáticos moleculares también deben tener cuidado al elegir el segmento de DNA cuya secuencia se establecerá. Las diversas partes del genoma evolucionan con diferente rapidez, y es muy importante analizar la secuencia de un segmento de DNA cuya rapidez de cambio concuerde con la cuestión filogenética que se esté tratando. En general, los genes de evolución lenta son los mejores para comparar organismos con parentesco lejano, y las partes del genoma que cambian con rapidez son las más idóneas para analizar relaciones más cercanas de parentesco. A veces resulta difícil localizar un gen individual que aporte la información suficiente para reproducir una imagen exacta del cambio evolutivo en todo el genoma, por lo que con frecuencia es indispensable examinar varios genes para construir filogenias confiables, como la que se ilustra en la **FIGURA E18-4**.

En la actualidad, los datos de secuencias se están acumulando con una rapidez sin precedentes, y los sistemáticos tienen acceso a secuencias de un número siempre creciente de especies. Se ha establecido ya la secuencia de los genomas completos de más de 180 especies, y se espera que este número llegue a 1000 en la próxima década. El Proyecto del Genoma Humano ha concluido, y nuestras secuencias de DNA ahora están disponibles en un registro público. La revolución de la biología molecular ha promovido un gran salto hacia delante en nuestro conocimiento de la historia evolutiva.

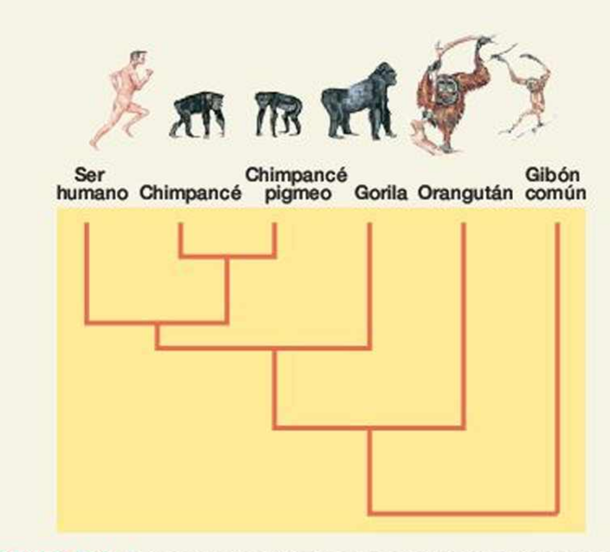


FIGURA E18-4 La comparación de secuencias de DNA permite establecer el parentesco
Este árbol evolutivo se dedujo a partir de las secuencias de nucleótidos de varios genes diferentes que son comunes a los seres humanos y a los antropoides.

tienen fenotipos similares. Por ejemplo, algunos sistemáticos reconocen 200 especies de zarzamora británica (una planta que produce semillas por partenogénesis, es decir, sin fecundación), pero otros reconocen sólo 20 especies.

La dificultad para aplicar la definición de especie biológica a los organismos asexuales constituye un serio problema para los sistemáticos. Después de todo, una fracción importante de los organismos de nuestro planeta se reproduce por medios no sexuales. Casi todas las bacterias, arqueas y protistas, por ejemplo, se reproducen asexualmente casi siempre. Algunos sistemáticos consideran que se necesita una definición de especie de aplicación más universal, que no excluya los organismos asexuales ni dependa del criterio de aislamiento reproductivo.

El concepto de especie filogenética ofrece una definición alternativa

Se han propuesto otras definiciones de especie a lo largo de la historia de la biología evolutiva, pero ninguna ha resultado lo suficientemente convincente como para desplazar la definición de especie biológica. No obstante, una definición alternativa ha ganado adeptos en años recientes. El *concepto de especie filogenética* define una especie como "el grupo diagnosticable más pequeño que contiene todos los descendientes

de un ancestro común". En otras palabras, si dibujamos un árbol evolutivo que describa la distribución de los ancestros entre un conjunto de organismos, cada rama definida del árbol constituye una especie diferente, independientemente de que los individuos representados por esa rama puedan cruzarse o no con individuos de otras ramas. Como se intuye, la aplicación rigurosa del concepto de especie filogenética haría aumentar considerablemente el número de especies diferentes reconocidas por los sistemáticos.

Los defensores y los críticos del concepto de especie filogenética se encuentran inmersos actualmente en un vigoroso debate acerca de su pertinencia. Quizá algún día el concepto de especie filogenética tomará el lugar del concepto de especie biológica como "definición de libro de texto" de la especie. Mientras tanto, el debate y la revisión de las clasificaciones proseguirán a medida que los sistemáticos conozcan cada vez mejor las relaciones evolutivas, en particular con la aplicación de técnicas derivadas de la biología molecular. Aunque todavía se nos escapa el conocimiento preciso de las relaciones evolutivas de muchos organismos, la clasificación resulta enormemente útil para ordenar nuestras ideas e investigaciones en torno a la diversidad de la vida en la Tierra.

18.4 ¿CUÁNTAS ESPECIES EXISTEN?

Los científicos ignoran, incluso en términos de un orden de magnitud, cuántas especies comparten nuestro mundo. Cada año, entre 7000 y 10,000 especies nuevas reciben un nombre, casi todas de insectos, y muchas de las cuales habitan en las selvas tropicales. El número total de especies con nombre es actualmente de alrededor de 1.5 millones. Sin embargo, muchos científicos piensan que tal vez existan entre 7 y 10 millones de especies, y algunas estimaciones alcanzan los 100 millones. Esta gama total de diversidad de especies se conoce como **biodiversidad**. De todas las especies que se han identificado hasta ahora, aproximadamente un 5 por ciento son procariotas y protistas. Otro 22 por ciento son plantas y hongos, y el resto son animales. Esta distribución tiene poco que ver con la abundancia real de tales organismos y mucho con su tamaño, su facilidad de clasificación, su accesibilidad y el número de científicos que los estudian. Históricamente, los sistemáticos han concentrado su atención sobre todo en los organismos grandes o llamativos de las regiones templadas, pero la biodiversidad es mayor entre los organismos pequeños y poco perceptibles de los trópicos. Además de las especies terrestres o que viven en aguas poco profundas a las que se ha prestado escasa atención, existe otro "continente" entero de especies, prácticamente inexplorado, en el lecho de los mares profundos. Sobre la base de las escasas muestras disponibles, los científicos estiman que tal vez residen ahí cientos de miles de especies desconocidas.

Aunque se han descrito y nombrado alrededor de 5000 especies de procariotas, gran parte de la diversidad procariótica queda aún sin explorar. Consideremos un estudio realizado por científicos noruegos, quienes analizaron el DNA con el objetivo de contar el número de especies de bacterias diferentes presentes en una pequeña muestra de suelo del bosque. Con el fin de distinguir las especies, los científicos definieron arbitrariamente el DNA bacteriano como proveniente de especies distintas si difería, al menos, en un 30 por ciento respecto a cualquier otro DNA bacteriano de la muestra. Con base en este criterio, los científicos informaron de la existencia de más de 4000 tipos de bacterias en su muestra de suelo y de un número igual de formas en una muestra de sedimento marino poco profundo.

Nuestra ignorancia acerca de la amplitud total de la diversidad de la vida agrega una nueva dimensión a la tragedia de la destrucción de las selvas lluviosas tropicales. Aunque estas selvas cubren sólo el 6 por ciento del área terrestre de nuestro planeta, se piensa que albergan dos terceras partes de las especies que existen en el mundo, la mayoría de las cuales no se han estudiado ni identificado. A causa de la destrucción tan rápida que sufren estas selvas, ¡la Tierra está perdiendo muchas especies de las que nunca sabremos siquiera que existieron! Por ejemplo, en 1990 se descubrió una especie de primate, el tití león o tamarín de cara negra, en una pequeña zona de selva lluviosa tropical densa de una isla cercana a la costa oriental de Brasil (FIGURA 18-7). Si esta porción de selva hubiera desaparecido antes de descubrir este mono del tamaño de una ardilla, no habría sido posible registrar su existencia. A los ritmos actuales de deforestación, la mayor parte de las selvas tropicales, con su riqueza de vida aún sin describir, habrán desaparecido antes que termine el siglo XXI.



FIGURA 18-7 Tití león o tamarín de cara negra
Los investigadores estiman que no quedan más de 260 individuos en forma silvestre; la cría en cautiverio podría ser la única esperanza de supervivencia para el tamarín de cara negra.

ENLACES CON LA VIDA Un mundo pequeño

A la luz de la intensa curiosidad de los humanos acerca de los orígenes de nuestra especie, no es sorprendente que los sistemáticos hayan dedicado especial atención a la historia evolutiva del *Homo sapiens*, aún no develada por completo. Aunque buena parte de las interrogantes se centran en revelar las conexiones evolutivas entre los humanos modernos y las especies con las que están más estrechamente emparentados, los métodos y las técnicas de la sistemática también se utilizan para evaluar las relaciones evolutivas entre diferentes poblaciones que conforman nuestra especie. Los biólogos han comparado las secuencias de DNA de poblaciones humanas que habitan en distintas partes del mundo; diferentes investigadores han comparado diversas porciones del genoma humano. Como resultado, se cuenta con una gran cantidad de datos y algunos hallazgos interesantes.

En primer lugar, la divergencia genética entre las poblaciones humanas es muy escasa en comparación con la que existe en otras especies animales. Por ejemplo, la gama de diferencias genéticas entre todos los seres humanos de la Tierra es apenas equivalente a una décima parte de las diferencias que existen entre los ratones arbusteros de Norteamérica (y muchas otras especies presentan todavía más variabilidad genética que estos últimos). Como es evidente, todos los humanos somos muy similares genéticamente, y las diferencias entre las diversas poblaciones humanas son mínimas.

También es cada vez más evidente que la mayor parte de la variabilidad genética que existe entre los humanos puede encontrarse en las poblaciones africanas. La gama de las diferencias genéticas encontradas *dentro* de las poblaciones del África subsahariana es más amplia que las que existen entre las poblaciones africanas y cualquier otra población no africana. Para muchos genes, todas las variantes conocidas se encuentran en África y ninguna población no africana contiene variantes distintivas; más bien, las poblaciones no africanas contienen subconjuntos del conjunto africano. Este hallazgo sugiere con gran fuerza que el *Homo sapiens* tuvo su origen en África, y que no hemos vivido en otro lugar el tiempo suficiente para diferenciarnos considerablemente de nuestros ancestros africanos.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO EL ORIGEN DE UN ASESINO

¿Qué pruebas han logrado persuadir a los biólogos evolucionistas de que el origen del VIH se encuentra en los antropoides y monos? Para comprender el razonamiento evolutivo detrás de esta conclusión, examinemos el árbol evolutivo que se muestra en la **FIGURA 18-8**. Este árbol ilustra la filogenia del VIH y de sus parientes cercanos, que se pone de manifiesto mediante una comparación de secuencias de RNA entre diferentes virus. Observa las posiciones que ocupan en el árbol los cuatro virus de inmunodeficiencia humana (dos cepas de VIH-1 y dos de VIH-2). Una de las cepas de VIH-1 está más estrechamente emparentada con un virus de chimpancé que la otra. De manera análoga, una de las cepas de VIH-2 tiene un parentesco más cercano con el virus de inmunodeficiencia símica (VIS) del macaco cola de cerdo que con la otra cepa de VIH-2. Tanto el VIH-1 como el VIH-2 tienen un parentesco más cercano con virus de antropoides o de monos que el que tienen entre sí.

La única forma como pudo haberse dado la historia evolutiva que se representa en el árbol es que los virus hayan saltado entre especies huésped. Si el VIH hubiera evolucionado estrictamente dentro de huéspedes humanos, los virus causantes del SIDA en los humanos serían los parientes más próximos uno con respecto al otro. Puesto que los virus de los humanos no se agrupan en el árbol filogenético, se infiere que ha habido casos de infección cruzada entre especies, probablemente en numerosas ocasiones. El medio más probable de transmisión es el consumo humano de monos (VIH-2) y chimpancés (VIH-1).

Piensa en esto ¿La comprensión del origen evolutivo del VIH ayudará a los investigadores a idear mejores formas de tratar y controlar la propagación del SIDA? ¿Cómo podría influir ese conocimiento en las estrategias de tratamiento y prevención? Y de manera más general, ¿cómo podría contribuir el pensamiento evolucionista a los avances en la investigación médica?

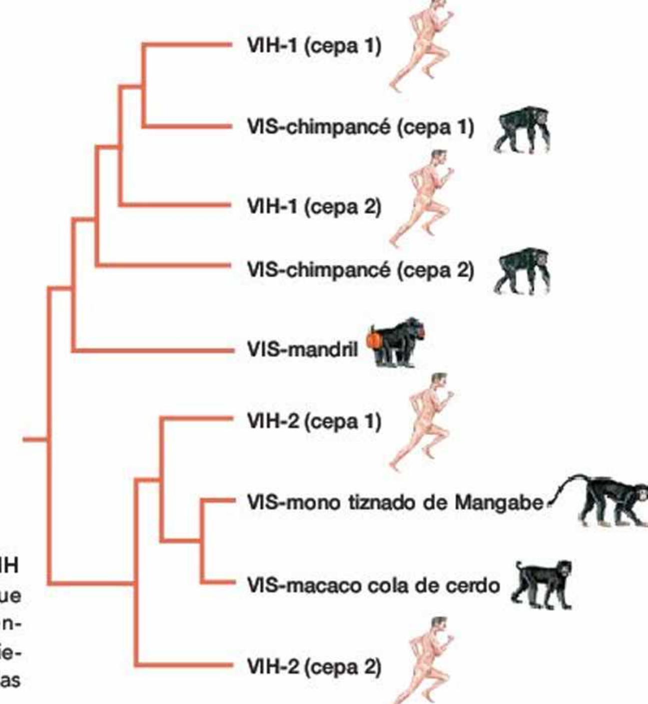


FIGURA 18-8 El análisis evolutivo ayuda a identificar el origen del VIH En esta filogenia de algunos virus de la inmunodeficiencia, los virus que tienen huéspedes humanos no forman un grupo. Esta falta de congruencia entre las historias evolutivas de los virus y sus especies huésped sugiere que seguramente los virus saltaron entre especies huésped. (VIS son las siglas de *virus de la inmunodeficiencia símica*).

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

18.1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos?

Los organismos se clasifican en categorías jerárquicas que reflejan sus relaciones evolutivas. Las ocho categorías principales, de la más a la menos incluyente, son: dominio, reino, filum, clase, orden, familia, género y especie. El nombre científico de un organismo se forma con el nombre de su género y el nombre de la especie. Las semejanzas anatómicas y moleculares entre organismos son una medida de su parentesco evolutivo.

Web tutorial 18.1 Clasificación taxonómica

18.2 ¿Cuáles son los dominios de la vida?

Los tres dominios de la vida, que representan las tres ramas principales del árbol de la vida, son Bacteria, Archaea y Eukarya. Cada dominio contiene un cierto número de reinos, pero los detalles de la clasificación a nivel de reinos están en un periodo de transición y aún no se esclarecen por completo. Sin embargo, dentro del dominio Eukarya, los reinos Fungi, Plantae y Animalia se aceptan universalmente como grupos monofiléticos válidos.

Web tutorial 18.2 El árbol de la vida

18.3 ¿Por qué cambian las clasificaciones?

Las clasificaciones están sujetas a revisión conforme se descubre más información. En ocasiones resulta difícil definir las fronteras entre especies, particularmente en el caso de las especies de reproducción asexual. Sin embargo, la sistemática es indispensable para una comunicación precisa y contribuye a nuestro conocimiento de la historia evolutiva de la vida.

18.4 ¿Cuántas especies existen?

Aunque sólo se han identificado alrededor de 1.5 millones de especies, las estimaciones del número total de especies existentes alcanzan los 100 millones. Se identifican nuevas especies a razón de 7000 a 10,000 por año, principalmente en las selvas lluviosas tropicales.

TÉRMINOS CLAVE

Archaea *pág. 373*
Bacteria *pág. 373*
biodiversidad *pág. 378*
clase *pág. 370*
dominio *pág. 370*
especie *pág. 370*
Eukarya *pág. 373*
familia *pág. 370*
filogenia *pág. 370*
filum *pág. 370*
género *pág. 370*
nombre científico *pág. 370*
orden *pág. 370*
reino *pág. 370*
secuencia de DNA *pág. 377*
sistemática *pág. 370*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. ¿Cuáles fueron las aportaciones de Aristóteles, Linneo y Darwin a la taxonomía moderna?
2. ¿Qué características estudiarías para determinar si un delfín está emparentado más estrechamente con un pez que con un oso?
3. ¿Qué técnicas utilizarías para determinar si el extinto oso cavernario tiene un parentesco más cercano con el oso gris que con el oso negro?
4. Se ha descrito científicamente sólo una pequeña fracción del número total de especies que existen en la Tierra. ¿Por qué?
5. En Inglaterra, "papacito piernas largas" es el nombre de una mosca de patas largas, pero en Estados Unidos el mismo nombre se refiere a un animal parecido a una araña. ¿Cómo intentan los científicos evitar este tipo de confusiones?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Son numerosos los campos en los que hay desacuerdo en torno a la clasificación de los organismos. Por ejemplo, no existe un consenso respecto a si el lobo rojo es una especie distinta, ni tampoco acerca de cuántos reinos comprende el dominio Bacteria. ¿Qué importancia tiene que los biólogos consideren al lobo rojo como una especie, o que determinen el reino al que pertenece una especie bacteriana? En palabras de Shakespeare: "¿Qué hay en un nombre?"
2. Las presiones que generan el crecimiento demográfico humano y la expansión económica ponen en peligro los almacenes de biodiversidad biológica, como los trópicos, por ejemplo. La gravedad de la situación se hace patente al considerar que en la actualidad la ciencia conoce probablemente sólo una de cada 20 especies tropicales. ¿Qué argumentos podrías esgrimir para preservar la diversidad biológica en los países pobres y en vías de desarrollo, como los que hay en las zonas tropicales? ¿Esa preservación exige a esos países el sacrificio de su desarrollo económico? Sugiere algunas soluciones al conflicto entre la demanda creciente de recursos y la importancia de conservar la biodiversidad.
3. Durante las inundaciones de gran magnitud, sólo las ramas más altas de los árboles son visibles por encima del agua. Si se te pidiera dibujar las ramas que están bajo la superficie del agua sólo con base en las posiciones de las puntas expuestas, estarías intentando una reconstrucción de algún modo similar a la del "árbol genealógico", mediante el cual los taxónomos vinculan diversos organismos con sus ancestros comunes (puntos de ramificación análogos). ¿Cuáles son las fuentes de error en ambos ejercicios? ¿De qué ventajas gozan los taxónomos modernos?
4. La pantera de Florida, que se encuentra únicamente en la región pantanosa de ese estado (los Everglades), está clasificada actualmente como especie en peligro de extinción con el fin de protegerla de las actividades humanas que podrían provocar su desaparición. Esta pantera ha sido considerada desde hace mucho tiempo como una subespecie del puma (león de la montaña), pero estudios recientes del DNA mitocondrial han demostrado que la pantera de Florida puede ser en realidad un híbrido entre el puma estadounidense y el sudamericano. ¿La Ley sobre Especies en Peligro de Extinción debería proteger a la pantera de Florida?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Dawkins, R. *The Ancestor's Tale.* Boston: Houghton Mifflin, 2004. Una panorámica descrita con gran maestría sobre la historia de la vida como la revela la sistemática.

Gould, S. J. "What Is a Species?" *Discover*, diciembre de 1992. Analiza las dificultades de distinguir especies diferentes.

Mann, C. y Plummer, M. *Noah's Choice: The Future of Endangered Species.* Nueva York: Knopf, 1995. Una mirada provocativa a las difíciles elecciones que tenemos que hacer en relación con la protección de la biodiversidad. ¿Cuáles especies elegiríamos preservar? ¿Qué precio estaríamos dispuestos a pagar?

Margulis, L. y Sagan, D. *What Is Life?* Londres: Weidenfeld & Nicolson, 1995. Un estudio espléndidamente ilustrado de la diversidad de la vida. También incluye una reseña de la historia de la vida y una reflexión en torno a la pregunta que sirve de título al libro.

May, R. M. "How Many Species Inhabit the Earth?" *Scientific American*, octubre de 1992. Aunque nadie sabe la respuesta exacta a esta pregunta, una estimación atinada es crucial para nuestros esfuerzos por administrar nuestros recursos biológicos.

CAPÍTULO

19 La diversidad de los procariotas y los virus



Unos trabajadores se preparan para descontaminar el Hart Office Building, uno de los edificios del Capitolio en Washington, D. C., después de que fue blanco de un ataque con un arma biológica.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Agentes de muerte

19.1 ¿Cuáles son los organismos que constituyen los dominios procarióticos Bacteria y Archaea?

Las bacterias y las arqueas son fundamentalmente diferentes

Los procariotas dentro de cada dominio son difíciles de clasificar

Los procariotas difieren en tamaño y forma

19.2 ¿Cómo sobreviven y se reproducen los procariotas?

Algunos procariotas son móviles

Muchas bacterias forman películas en las superficies

Las endosporas protectoras permiten a algunas bacterias soportar condiciones adversas

Los procariotas se especializan en hábitat específicos

Los procariotas presentan diversos tipos de metabolismo

Los procariotas se reproducen por fisión binaria

Los procariotas pueden intercambiar material genético sin reproducirse

19.3 ¿Cómo afectan los procariotas a los humanos y a otros eucariotas?

Los procariotas desempeñan papeles importantes en la nutrición animal

Los procariotas captan el nitrógeno que necesitan las plantas

Los procariotas son los recicladores de la naturaleza

Los procariotas pueden reducir la contaminación

Algunas bacterias constituyen una amenaza para la salud de los seres humanos

Enlaces con la vida: Comensales indeseables

19.4 ¿Qué son los virus, los viroides y los priones?

Un virus consiste en una molécula de DNA o RNA envuelta en una cubierta proteica

Los virus son parásitos

Algunos agentes infecciosos son aún más simples que los virus

De cerca: ¿Cómo se replican los virus?

Nadie sabe con certeza cómo se originaron estas partículas infecciosas

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Agentes de muerte



ESTUDIO DE CASO AGENTES DE MUERTE

EN EL OTOÑO DE 2001, un temor que se había albergado durante años se convirtió en una terrible realidad cuando los residentes de Estados Unidos fueron atacados con un arma biológica. El arma, que mató a cinco personas y provocó graves enfermedades en seis más, era simplemente un cultivo de bacterias que se colocaron en sobres y se enviaron al Hart Office Building, un edificio del Senado en Washington, D. C., y a las oficinas de algunos medios de comunicación, donde fueron inhaladas por las víctimas que abrieron los sobres aparentemente inofensivos. El ataque, aunque relativamente pequeño, ilustra dramáticamente la posibilidad y el poder potencial destructivo de un ataque de mayores dimensiones.

La bacteria que se utilizó en el ataque fue el *Bacillus anthracis*, que causa la enfermedad del ántrax y normalmente infecta a los animales domésticos, como cabras y ovejas, pero que también puede infectar a los humanos. La bacteria es un agente infeccioso peligroso y a menudo mortal, con propiedades que la hacen especialmente atractiva para quienes desarrollan armas biológicas. Las bacterias del ántrax se pueden aislar fácilmente de los animales infectados, son baratas y fáciles de cultivar en grandes cantidades y, una vez producidas, pueden secarse y conservarse en forma de polvo que resiste el paso del tiempo. El polvo se convierte fácilmente en arma si se coloca en la cabeza de un misil o en algún otro dispositivo, y una pequeña cantidad de bacterias es capaz de infectar a un número considerable de personas. Las áreas contaminadas con las bacterias de ántrax son muy difíciles de descontaminar.

Desde entonces, se hizo evidente que gran parte de nuestra capacidad para defendernos de los ataques biológicos depende de nuestro conocimiento de los microbios (como se denomina colectivamente a los organismos unicelulares) que causan las enfermedades y que pueden utilizarse como armas biológicas. La investigación científica de los microbios ayudará a obtener el conocimiento necesario para detectar un ataque, destruir microorganismos peligrosos en el ambiente, y prevenir y combatir las infecciones. Por fortuna, los biólogos ya saben bastante acerca de los microorganismos. En este capítulo exploraremos algo de ese conocimiento.

19.1 ¿CUÁLES SON LOS ORGANISMOS QUE CONSTITUYEN LOS DOMINIOS PROCARIÓTICOS BACTERIA Y ARCHAEA?

Los primeros organismos que habitaron la Tierra fueron procariotas, microbios unicelulares que carecían de organelos como núcleo, cloroplastos y mitocondrias. (Véase el capítulo 4 para una comparación entre células procarióticas y eucarióticas). Durante los primeros 1500 millones de años o más de la historia de la vida, todas las formas vivientes eran procarióticas. Incluso en la actualidad, los procariotas son extraordinariamente abundantes. Una gota de sudor contiene cientos de miles de organismos procarióticos, y una cucharada de tierra contiene miles de millones. El cuerpo humano promedio es el hogar de billones de procariotas, que viven en la piel, en la boca, en el estómago y en los intestinos. En términos de abundancia, los procariotas son la forma de vida predominante en la Tierra.

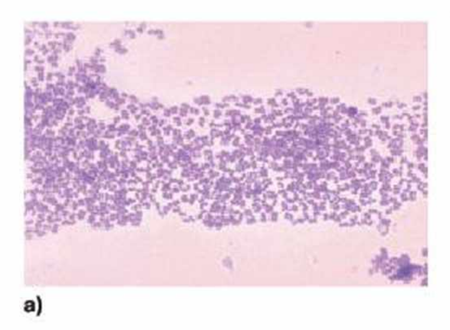
Las bacterias y las arqueas son fundamentalmente diferentes

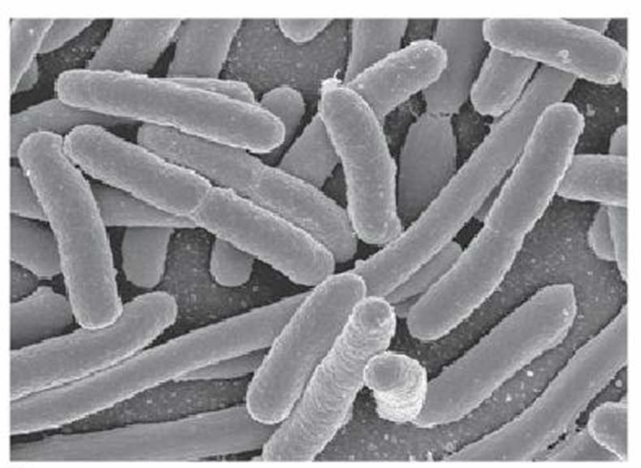
Dos de los tres dominios de la vida, Bacteria y Archaea, comprenden exclusivamente procariotas. Las bacterias y las arqueas son de apariencia superficialmente similar bajo el microscopio, pero la antiquísima separación evolutiva entre ambos dominios se manifiesta en sorprendentes diferencias entre sus características estructurales y bioquímicas. Por ejemplo, la rígida pared celular que encierra las células bacterianas contiene *peptidoglicano*, que sólo existe en las bacterias, pues las paredes celulares de las arqueas carecen de esta sustancia. Las bacterias y las arqueas también difieren en la estructura y composición de las membranas plasmáticas, los ribosomas y las RNA polimerasas, al igual que en las características fundamentales de procesos básicos como la transcripción y la traducción.

Los procariotas dentro de cada dominio son difíciles de clasificar

A causa de las notables diferencias bioquímicas entre las arqueas y las bacterias, distinguir entre estos dominios es un asunto sencillo, pero la clasificación dentro de cada dominio plantea dificultades especiales. Los procariotas son pequeñísimos y de estructura muy simple y sencillamente no presentan la enorme cantidad de diferencias anatómicas y de desarrollo que permiten inferir la historia evolutiva de plantas, animales y otros eucariotas. En consecuencia, los procariotas se han clasificado sobre la base de características como su forma, medios de locomoción, pigmentos, necesidades nutrimentales, apariencia de sus colonias (es decir, los grupos de individuos que descienden de una sola célula) y propiedades de tinción. Por ejemplo, la técnica de **tinción de Gram** permite distinguir dos tipos de construcción de la pared celular de las bacterias, lo que posibilita su clasificación como bacterias *gram positivas* o *gram negativas*.

En años recientes se ha expandido considerablemente nuestro conocimiento de la historia evolutiva de los dominios procarióticos gracias a las comparaciones de secuencias de nucleótidos de DNA o RNA. Sobre la base de esta nueva in-


a)


b)

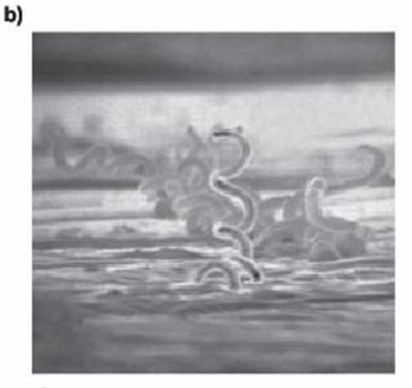

c)

FIGURA 19-1 Tres formas procarióticas comunes
a) Bacterias esféricas del género *Micrococcus*, **b)** arqueas con forma de bastón del género *Escherichia*, y **c)** bacterias con forma de sacacorchos del género *Borrelia*.

formación, algunos biólogos ahora identifican entre 13 y 15 reinos para clasificar a las bacterias y tres reinos para las arqueas. Sin embargo, la clasificación de los procariotas es un campo que cambia rápidamente y hasta ahora no ha sido posible alcanzar un consenso sobre la clasificación en el nivel de los reinos. Ante el intenso ritmo de generación de datos de secuencias de DNA y el descubrimiento y la descripción con regularidad de tipos nuevos e inconfundibles de bacterias y arqueas, es probable que los esquemas de clasificación de los procariotas aún continúen siendo objeto de revisiones por algún tiempo.

Los procariotas difieren en tamaño y forma

En general, tanto las bacterias como las arqueas son muy pequeñas, con un diámetro de alrededor de 0.2 a 10 micrómetros. (En comparación, el diámetro de las células eucarióticas mide entre 10 y 100 micrómetros). Se podrían reunir alrededor de 250,000 bacterias o arqueas de tamaño medio en el punto con el que concluye este párrafo, aunque algunas especies de bacterias son de mayor tamaño. La bacteria más grande que se conoce es la *Thiomargarita namibiensis*, cuyo diámetro mide 700 micrómetros, lo que hace posible verla a simple vista.

Las paredes celulares que rodean las células procarióticas dan su forma característica a diferentes tipos de bacterias y arqueas. Las formas más comunes son las esféricas, de bastón y de sacacorchos (FIGURA 19-1).

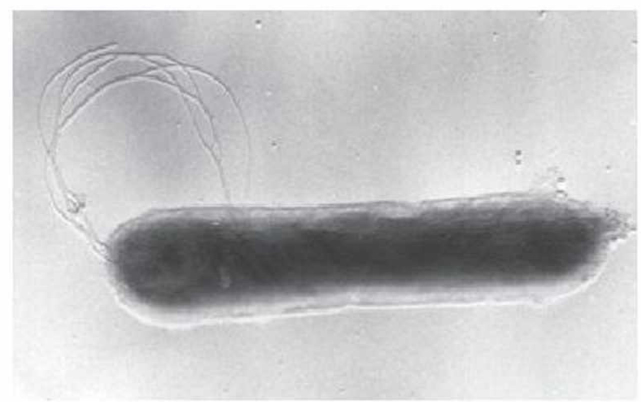
19.2 ¿CÓMO SOBREVIVEN Y SE REPRODUCEN LOS PROCARIOTAS?

La abundancia de procariotas se debe en buena parte a las adaptaciones que permiten a los miembros de los dos dominios procarióticos habitar y aprovechar una amplia gama de ambientes. En este apartado explicaremos algunos de los rasgos que ayudan a los procariotas a sobrevivir y prosperar.

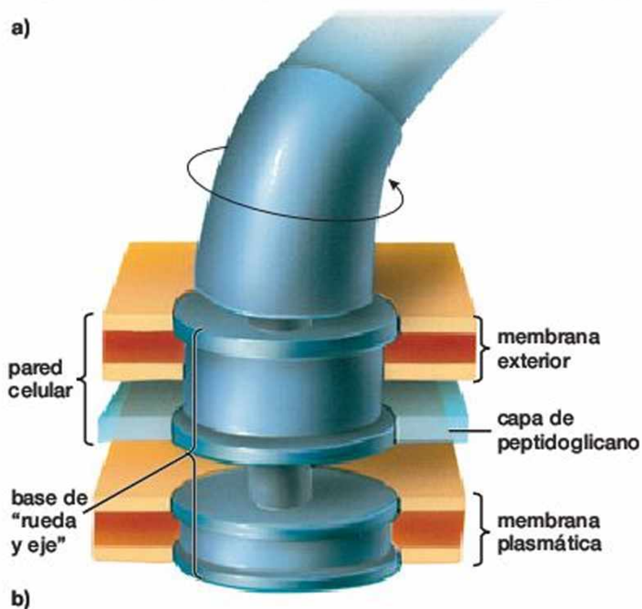
Algunos procariotas son móviles

Muchas bacterias y arqueas se adhieren a una superficie o se encuentran a la deriva en ambientes líquidos, pero algunas pueden moverse. Muchos de estos procariotas móviles poseen **flagelos**. Los flagelos de los procariotas pueden presentarse individualmente en un extremo de la célula, por pares (uno en cada extremo de la célula), como un mechón en un extremo de la célula (FIGURA 19-2a) o dispersos por toda la superficie celular. Los flagelos giran con rapidez e impulsan al organismo a través del medio líquido. Al utilizar sus flagelos para moverse, los procariotas logran dispersarse en nuevos hábitat, desplazarse hacia los nutrimentos y abandonar ambientes desfavorables.

La estructura de los flagelos procarióticos es diferente y mucho más simple que la estructura de los flagelos eucarióticos (véase la página 67 para una descripción del flagelo eucariótico). En las bacterias, una peculiar estructura con apariencia de rueda, incrustada en la membrana bacteriana y en la pared celular, hace posible la rotación del flagelo (FIGURA 19-2b). Los flagelos de las arqueas son más delgados que los de las bacterias y están hechos de proteínas diferentes. Sin embargo, la estructura de los flagelos de las arqueas aún no se conoce tan bien como la de los flagelos de las bacterias.



a)



b)

FIGURA 19-2 **El flagelo procariótico**
a) Una arquea flagelada del género *Aquifex* utiliza sus flagelos para desplazarse hacia ambientes favorables. ***b)*** En las bacterias un singular dispositivo de "rueda y eje" ancla el flagelo dentro de la pared celular y la membrana plasmática, de tal manera que el flagelo puede girar con rapidez.

Muchas bacterias forman películas en las superficies

La pared celular de ciertas especies bacterianas está rodeada de capas pegajosas de material viscoso, compuestas de polisacáridos o proteínas, que protege a las bacterias y las ayuda a adherirse a las superficies. En muchos casos, las bacterias de una o más especies que secretan ese material viscoso se reúnen en colonias para formar comunidades conocidas como *biopelículas*. Una biopelícula muy común es la placa dental, que forman las bacterias que viven en la boca (FIGURA 19-3). La protección que brindan las biopelículas ayuda a defender a las bacterias incrustadas contra una variedad de ataques, incluidos los que lanzan los antibióticos y desinfectantes. Como resultado, las biopelículas que forman las bacterias dañinas para los humanos son muy difíciles de erradicar. La persistencia de las biopelículas es lamentable, porque las superficies en las que se forman incluyen los lentes de contacto, las suturas quirúrgicas y el equipo médico como los catéteres. Además, muchas infecciones del cuerpo humano toman la forma de

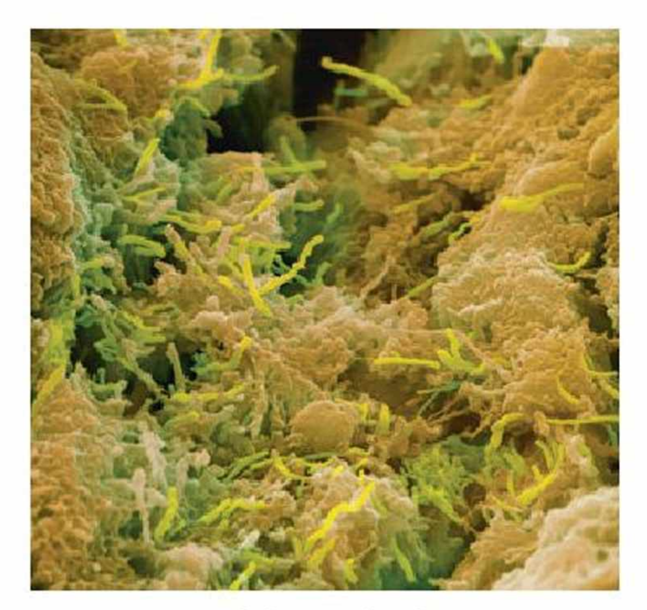


FIGURA 19-3 La causa de la caries dental
Las bacterias en la boca del ser humano forman una biopelícula viscosa que les permite adherirse al esmalte de los dientes y las protege de las amenazas del ambiente. En esta micrografía se distinguen las bacterias individuales (en verde y amarillo), incrustadas en la biopelícula café. La biopelícula formada por las bacterias provoca las caries dentales.

biopelículas, incluidas las responsables de la caries dental, las enfermedades de las encías y las infecciones de los oídos.

Las endosporas protectoras permiten a algunas bacterias soportar condiciones adversas

Cuando las condiciones ambientales se tornan inhóspitas, muchas bacterias con forma de bastón forman estructuras protectoras llamadas **endosporas**. Una endospora se forma dentro de la bacteria y contiene material genético y unas cuantas enzimas encerradas dentro de una gruesa capa protectora (**FIGURA 19-4**). La actividad metabólica cesa por completo hasta que la espora encuentra condiciones favorables, entonces el metabolismo se reanuda y la espora se desarrolla como una bacteria activa.

Las endosporas son estructuras resistentes incluso a condiciones ambientales extremas. Algunas resisten la ebullición durante una hora o más. Otras sobreviven durante lapsos extraordinariamente largos. En el ejemplo más extremo de longevidad, unos científicos descubrieron recientemente esporas bacterianas que habían permanecido encerradas en una roca durante 250 millones de años. Luego de extraer con gran cuidado las esporas de su "tumba" pétrea, las incubaron en tubos de ensayo. Increíblemente, se desarrollaron bacterias vivas a partir de esas antiquísimas esporas, más viejas aun que los fósiles de dinosaurio más antiguos.

Las endosporas son una de las razones principales por las que la enfermedad bacteriana conocida como ántrax constituye un agente de terrorismo biológico. La bacteria causante del ántrax forma endosporas, que son el medio por el que los terroristas (o gobiernos) pueden dispersar las bacterias. Las esporas se pueden guardar por tiempo indefinido y son capaces de sobrevivir en las duras condiciones que encontrarían mientras viajan a su destino, incluyendo el lanzamiento en proyectil y el recorrido a gran altitud. Cuando llegan al blanco, las esporas sobreviven a la dispersión en la atmósfera y permanecen viables hasta que una víctima potencial las inhala.

Los procariotas se especializan en hábitat específicos

Los procariotas ocupan prácticamente todos los hábitat, incluso aquellos donde las condiciones extremas impiden que sobrevivan otras formas de vida. Por ejemplo, algunas bacterias prosperan en ambientes donde la temperatura del agua está cercana al punto de ebullición, como en los manantiales calientes del Parque Nacional de Yellowstone (**FIGURA 19-5**). Muchas arqueas viven en medios aún más calientes, incluso en manantiales donde el agua hierve efectivamente o en los respiraderos de las profundidades oceánicas, donde se expele agua sobrecalentada a través de fisuras de la corteza terrestre a temperaturas de hasta 110°C (230°F). La temperatura también es bastante elevada a 2.8 kilómetros por debajo de la superficie terrestre, donde los científicos descubrieron recientemente una nueva especie bacteriana. También se encuentran bacterias y arqueas en ambientes muy fríos, por ejemplo, en el hielo del océano Antártico.

Incluso las condiciones químicas extremas no consiguen impedir la invasión de procariotas. Prósperas colonias de bacterias y arqueas habitan en el Mar Muerto, donde una concentración de sal siete veces mayor que la de los océanos excluye cualquier otra forma de vida, así como en aguas tan ácidas como el vinagre o tan alcalinas como el amoniaco doméstico. Desde luego, también residen ricas comunidades bacterianas en una gama completa de hábitat menos extremos, incluso dentro del cuerpo humano sano o sobre su superficie. Sin embargo, no es necesario que un animal esté vivo para albergar bacterias. Recientemente se encontró una colonia de bacterias en reposo en el contenido intestinal de un mamut que permaneció en una turbera (un yacimiento de combustible fósil) durante 11,000 años.

Pero ninguna especie individual procariótica es tan versátil como sugieren estos ejemplos. De hecho, casi todos los pro-

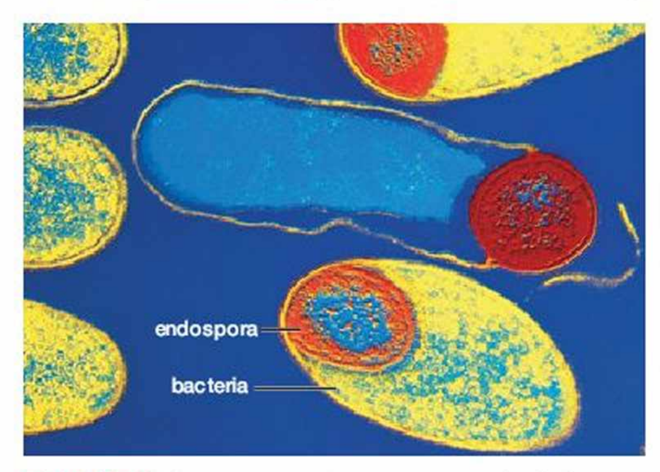


FIGURA 19-4 Las esporas protegen a algunas bacterias
Se han formado endosporas resistentes en el interior de bacterias del género *Clostridium,* causantes de la intoxicación por alimentos potencialmente mortal llamada botulismo. **PREGUNTA: ¿Qué explicaría la observación de que la mayoría de las especies bacterianas que forman endosporas viven en el suelo?**



FIGURA 19-5 Algunos procariotas prosperan en condiciones extremas
Los manantiales calientes albergan bacterias y arqueas que toleran el calor y los minerales. Varias especies de cianobacterias confieren vívidas coloraciones a estos manantiales calientes del Parque Nacional de Yellowstone y cada una está confinada a una zona específica determinada por el intervalo de temperaturas. **PREGUNTA: Algunas de las enzimas que tienen importantes usos en los procedimientos de biología molecular se extraen de procariotas que viven en manantiales calientes. ¿Sabes por qué?**

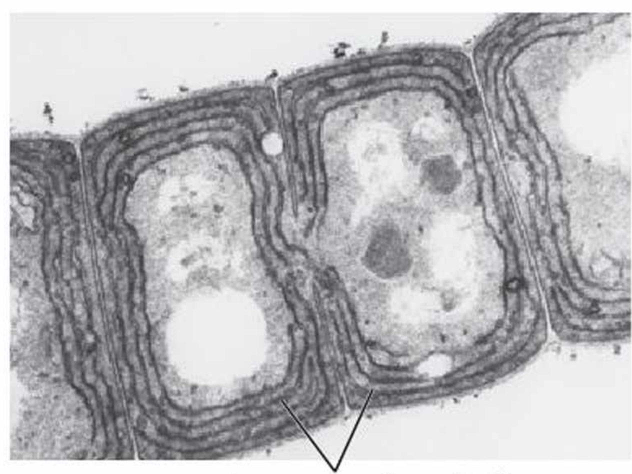


FIGURA 19-6 Cianobacterias
Micrografía electrónica de un corte de un filamento cianobacteriano. La clorofila está sobre las membranas que se observan en el interior de las células.

cariotas son especialistas. Una especie de arquea que habita en los respiraderos de las profundidades oceánicas, por ejemplo, crece de forma óptima a 106°C (223ºF), y deja de crecer por completo a temperaturas por debajo de los 90°C (194ºF). Es evidente que esta especie no podría sobrevivir en un hábitat menos extremo. Las bacterias que viven en el cuerpo humano también están especializadas, de manera que son diferentes entre sí las especies que colonizan la piel, la boca, el tracto respiratorio, el intestino grueso y el tracto urogenital.

Los procariotas presentan diversos tipos de metabolismo

Los procariotas consiguen colonizar hábitat tan diversos, en parte, porque han desarrollado distintos métodos para adquirir energía y nutrimentos del ambiente. Por ejemplo, a diferencia de los eucariotas, muchos procariotas son **anaerobios**, pues no requieren de oxígeno para efectuar su metabolismo. Su capacidad para habitar en ambientes libres de oxígeno permite a los procariotas aprovechar hábitat que son inadecuados para los eucariotas. Para algunos anaerobios —como muchas de las arqueas que se encuentran en los manantiales calientes y la bacteria que causa el tétanos—, el oxígeno es tóxico. Otros son oportunistas que practican la respiración anaeróbica cuando falta oxígeno y cambian a la respiración aeróbica (un proceso más eficiente) cuando disponen de este elemento. Muchos procariotas, desde luego, son estrictamente aeróbicos y requieren de oxígeno todo el tiempo.

Ya sean aeróbicas o anaeróbicas, diferentes especies de procariotas pueden extraer energía de una gama sorprendente de sustancias. Los procariotas subsisten no sólo de carbohidratos, grasas y proteínas que normalmente identificamos como alimentos, sino también de compuestos que no son comestibles o que incluso son tóxicos para los humanos, incluidos el petróleo, el metano (el componente principal del gas natural) y solventes como el benceno y el tolueno. Los procariotas también son capaces de metabolizar moléculas inorgánicas, como hidrógeno, azufre, amoniaco, hierro y nitrito. El proceso de metabolizar moléculas inorgánicas algunas veces da por resultado subproductos que son útiles a otros organismos. Por ejemplo, algunas bacterias liberan en la tierra sulfatos o nitratos, que son nutrimentos fundamentales para las plantas.

Algunas especies de bacterias, como las *cianobacterias* (**FIGURA 19-6**) llevan a cabo fotosíntesis para captar la energía directamente de la luz solar. Al igual que las plantas verdes, las cianobacterias poseen clorofila. La mayoría de las especies producen oxígeno como un subproducto de la fotosíntesis, pero algunas, conocidas como bacterias del azufre, utilizan sulfuro de hidrógeno (H_2S) en vez de agua (H_2O) en la fotosíntesis y liberan azufre en lugar de oxígeno. No se conoce ninguna arquea fotosintética.

Los procariotas se reproducen por fisión binaria

Casi todos los procariotas se reproducen asexualmente por medio de una forma de división celular denominada fisión binaria (véase el capítulo 11), que produce copias genéticamente idénticas de la célula original (**FIGURA 19-7**). En condiciones ideales, una célula procariótica se divide aproximadamente una vez cada 20 minutos, por lo que puede dar origen a miles de trillones (10^{21}) de descendientes en un solo día. Esta rápida reproducción permite a las bacterias explotar hábitat temporales, como un charco de lodo o un budín tibio. La elevada tasa de reproducción también permite a las poblaciones bacterianas desarrollarse rápidamente. Recordemos que muchas mutaciones, que son la fuente de la variabilidad genética, se producen como resultado de errores en la duplicación del DNA durante la división celular (véase el capítulo 10). Por consiguiente, la elevada tasa reproductiva de las bacterias ofrece amplias oportunidades para el surgimiento de nuevas mutaciones, y también permite que los cambios que aumentan las posibilidades de supervivencia se difundan rápidamente.

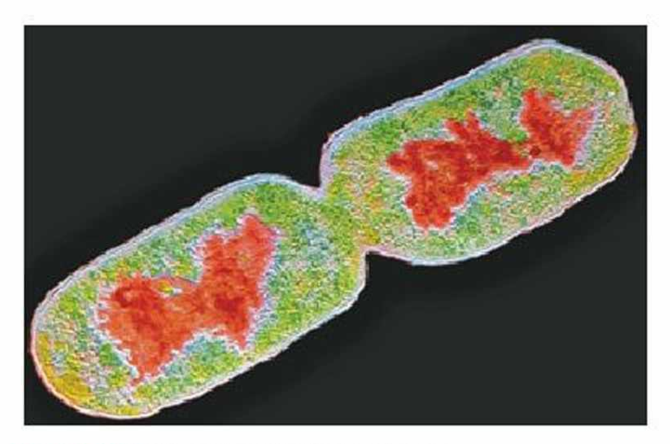


FIGURA 19-7 Reproducción de procariotas
Las células procarióticas se reproducen mediante fisión binaria. En esta micrografía electrónica a color se observa la división de la *Escherichia coli*, un componente normal del intestino humano. Las zonas rojas son material genético. **PREGUNTA: ¿Cuál es la ventaja principal de la fisión binaria, en comparación con la reproducción sexual?**

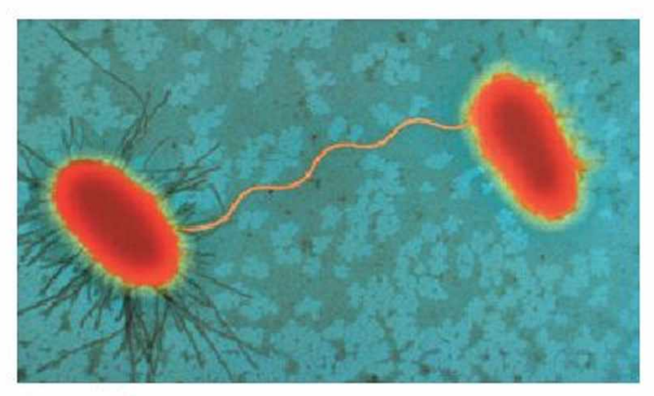


FIGURA 19-8 Conjugación: "apareamiento" procariótico
Durante la conjugación, un procariota actúa como donador al transferir DNA al receptor. En esta fotografía, un par de *Escherichia coli* se conectan mediante un pelo sexual largo, que luego se retraerá atrayendo a la bacteria receptora (a la derecha) hacia la bacteria donadora. Esta última está cubierta de pelos no sexuales, que le ayudan a adherirse a las superficies.

Los procariotas pueden intercambiar material genético sin reproducirse

Aunque los procariotas por lo general se reproducen asexualmente, un proceso que deja fuera la posibilidad de recombinación genética, algunas bacterias y arqueas intercambian material genético. En estas especies, el DNA se transfiere de un donador a un receptor durante un proceso que se llama **conjugación**. Las membranas celulares de dos procariotas que se conjugan se funden temporalmente para formar un puente citoplásmico a través del cual se transfiere el DNA. En el caso de las bacterias, las células donadoras utilizan unas extensiones especializadas, llamadas *pelos sexuales*, que se adhieren a la célula receptora para facilitar la conjugación (FIGURA 19-8). La conjugación produce nuevas combinaciones genéticas que permiten que las bacterias resultantes sobrevivan en una gran variedad de condiciones. En algunos casos es posible que individuos de diferentes especies intercambien material genético.

El DNA que se transfiere durante la conjugación bacteriana se encuentra dentro de una estructura llamada **plásmido**, que es una molécula pequeña y circular de DNA que está separada del cromosoma bacteriano. Los plásmidos portan genes de resistencia a los antibióticos o incluso alelos de genes que también están presentes en el cromosoma bacteriano principal. Los investigadores en el campo de la genética molecular han utilizado extensamente los plásmidos bacterianos, como se describió en el capítulo 13.

19.3 ¿CÓMO AFECTAN LOS PROCARIOTAS A LOS HUMANOS Y A OTROS EUCARIOTAS?

Aunque son invisibles a nuestros ojos, los procariotas desempeñan un papel crucial en la vida sobre la Tierra. Las plantas y los animales (incluyendo a los seres humanos) dependen por completo de los procariotas, ya que les ayudan a obtener nutrimentos vitales, además de que contribuyen a descomponer y reciclar los desperdicios y los organismos muertos. No podríamos sobrevivir sin los procariotas, pero su efecto en nosotros no siempre es benéfico. Algunas de las enfermedades mortales para los seres humanos provienen de microbios.

Los procariotas desempeñan papeles importantes en la nutrición animal

Muchos organismos eucarióticos dependen de una estrecha asociación con los procariotas. Por ejemplo, la mayoría de los animales que comen hojas, incluido el ganado, los conejos, los koalas y los ciervos, no son capaces de digerir por sí solos la celulosa, el principal componente de las paredes celulares de las plantas. Por ello, estos animales dependen de ciertas bacterias, que poseen la capacidad inusual de descomponer la celulosa. Algunas de estas bacterias viven en los tractos digestivos de los animales, donde ayudan a liberar los nutrimentos del tejido de las plantas que los animales no pueden descomponer. Sin las bacterias, los animales que se alimentan de hojas no podrían sobrevivir.

Los procariotas tienen asimismo repercusiones importantes en la nutrición humana. Muchos alimentos, como el queso, el yogur y la col agria, se producen mediante la acción de bacterias. También en nuestros intestinos habitan bacterias, que se alimentan de comida sin digerir y sintetizan algunas vitaminas como la K y B_{12}, que luego son absorbidas por el cuerpo humano.

Los procariotas captan el nitrógeno que necesitan las plantas

Los seres humanos no podríamos vivir sin plantas, y las plantas dependen por completo de las bacterias. En particular, las plantas son incapaces de captar el nitrógeno del depósito más abundante de ese elemento: la atmósfera. Las plantas necesitan nitrógeno para crecer y, para obtenerlo, dependen de las **bacterias fijadoras de nitrógeno** o nitrificantes, que viven tanto en el suelo como en nódulos especializados, que son pequeños bultos redondos en las raíces de ciertas plantas (las leguminosas, que incluyen la alfalfa, la soya, el lupino y el trébol; FIGURA 19-9). Las bacterias nitrificantes toman nitrógeno gaseoso (N_2) del aire atrapado en el suelo y lo combinan con hidrógeno para producir ion amonio (NH_4^+), un compuesto nitrogenado que las plantas utilizan directamente.

Los procariotas son los recicladores de la naturaleza

Los procariotas también desempeñan un papel fundamental en el reciclamiento de los desperdicios. La mayoría de los pro-

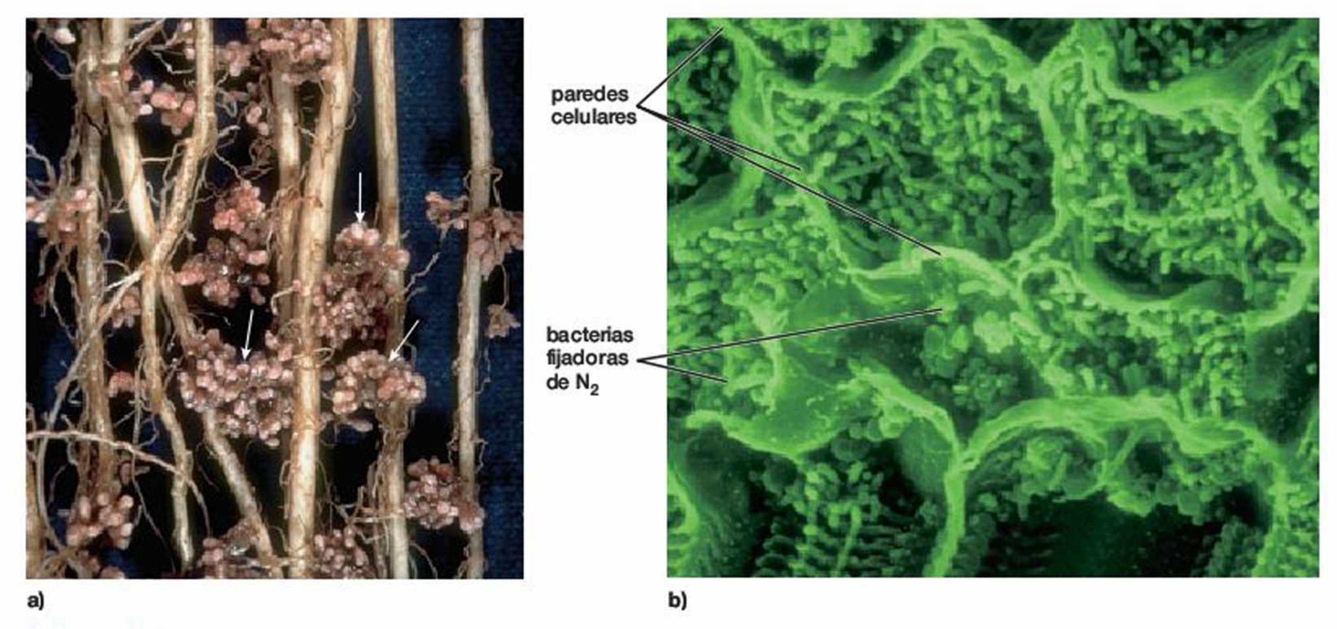


FIGURA 19-9 Bacterias fijadoras de nitrógeno en los nódulos radiculares
a) Unas cámaras especiales, llamadas nódulos, en las raíces de una leguminosa (alfalfa) brindan un ambiente protegido y constante a las bacterias fijadoras de nitrógeno. *b)* Esta micrografía electrónica de barrido muestra las bacterias nitrificantes en las células del interior de los nódulos. **PREGUNTA: Si todos los procariotas fijadores de nitrógeno de la Tierra murieran súbitamente, ¿qué sucedería con la concentración del gas nitrógeno en la atmósfera?**

cariotas obtienen energía descomponiendo complejas moléculas orgánicas (que contienen carbón). Tales procariotas encuentran una vasta fuente de moléculas orgánicas en los productos de desecho y en los cadáveres de plantas y animales. Al consumir y, por consiguiente, descomponer los desperdicios, los procariotas garantizan que éstos no se acumulen en el ambiente. Además, la descomposición que realizan los procariotas libera los nutrimentos que contienen los desechos. Una vez liberados, los nutrimentos pueden ser reutilizados por los organismos vivos.

Los procariotas realizan su servicio de reciclaje dondequiera que se encuentre la materia orgánica. Su labor de descomposición es fundamental en lagos y ríos, en los océanos, así como en el suelo y las aguas subterráneas de los bosques, sabanas, desiertos y otros ambientes terrestres. El reciclaje de los nutrimentos que realizan los procariotas y otros organismos provee la base para la continuación de la vida en la Tierra.

Los procariotas pueden reducir la contaminación

Muchos de los contaminantes que se generan como subproductos de la actividad humana son compuestos orgánicos. Como tales, estos contaminantes sirven potencialmente como alimento para las arqueas y bacterias; de hecho, consumen muchos de ellos. La gama de compuestos que los procariotas atacan es asombrosa. Casi cualquier cosa que los seres humanos sintetizamos es susceptible de descomposición gracias a los procariotas, incluidos los detergentes, muchos pesticidas tóxicos y dañinos químicos industriales, como el benceno y el tolueno.

Los procariotas son capaces de descomponer incluso el petróleo. Poco después de que el buque cisterna *Exxon Valdez* derramara 40 millones de litros de petróleo crudo en 1989 en el Estrecho del Príncipe Guillermo, Alaska, algunos investigadores rociaron las playas impregnadas de petróleo con un fertilizante que favorecía el crecimiento de las poblaciones naturales de bacterias que se alimentan de petróleo. Al cabo de 15 días los depósitos se habían reducido notablemente en comparación con las zonas no rociadas.

La práctica de manipular las condiciones para estimular la descomposición de contaminantes con la ayuda de organismos vivos se conoce como *biorremediación*. Métodos mejorados de biorremediación podrían aumentar drásticamente nuestra capacidad de limpiar sitios contaminados con desperdicios tóxicos, así como los mantos acuíferos contaminados. En la actualidad hay una gran cantidad de investigación que se propone identificar las especies procariotas que son especialmente eficaces en la biorremediación y descubrir métodos prácticos para manipular estos organismos con el fin de mejorar su efectividad.

Algunas bacterias constituyen una amenaza para la salud de los seres humanos

A pesar de los beneficios que brindan ciertas bacterias, los hábitos alimenticios de algunas otras amenazan nuestra salud y bienestar. Estas bacterias **patógenas** (causantes de enfermedades) sintetizan sustancias tóxicas que producen síntomas de enfermedad. (Hasta ahora no se ha identificado ninguna arquea patógena).

Algunas bacterias anaeróbicas producen venenos peligrosos

Ciertas bacterias producen toxinas que atacan al sistema nervioso. Ejemplos de estas bacterias patógenas son *Clostridium tetani*, causante del tétanos, y *Clostridium botulinum*, que produce *botulismo* (una forma de intoxicación a partir de los alimentos que a veces resulta mortal). Ambas especies bacterianas son anaerobias que sobreviven en forma de esporas hasta que se introducen en un ambiente favorable, libre de oxígeno. Por ejemplo, una herida punzante profunda puede ser el medio por el que se introduzcan bacterias de tétanos en un cuerpo humano y lleguen a un lugar donde estén a salvo

ENLACES CON LA VIDA Comensales indeseables

Aunque la posibilidad de un ataque con armas biológicas es aterradora, tienes una probabilidad mucho mayor de encontrar microorganismos dañinos en una fuente más cotidiana: tu comida. Los nutrimentos que consumes durante las comidas y al saborear botanas también representan una fuente de sustento para una gran variedad de bacterias y protistas causantes de enfermedades. Algunos de estos comensales invisibles podrían acompañar tu almuerzo al tracto digestivo e instalarse ahí provocando síntomas desagradables. Los Centros para el Control de Enfermedades estiman que, entre la población estadounidense, anualmente se registran 76 millones de casos de enfermedades provocadas por ingesta de alimentos, lo que da por resultado 325,000 casos de hospitalización y 5200 muertes.

Los responsables más frecuentes de las enfermedades provocadas por alimentos son las bacterias. Las especies de los géneros *Escherichia*, *Salmonella*, *Listeria*, *Streptococcus* y *Campylobacter* son responsables de un gran número de enfermedades; este último género responde por el mayor número de víctimas.

¿Cómo podemos protegernos de las bacterias y protistas que comparten nuestras provisiones de alimento? Muy fácil: hay que limpiar, cocer y enfriar. Limpiar ayuda a prevenir que los microorganismos patógenos se propaguen. Por eso es importante lavarse las manos antes de cocinar y lavar todos los utensilios y tablas de cortar después de preparar cada alimento. Una buena cocción es la mejor manera de exterminar cualquier bacteria o protista en los alimentos. En particular las carnes deben pasar por un buen proceso de cocción; *jamás* hay que comer carne que aún tenga color rosado en el interior (**FIGURA E19-1**). El pescado debe cocinarse hasta que se vea opaco y se pueda cortar fácilmente con un tenedor; hay que cocer los huevos hasta que tanto la clara como la yema estén firmes. Por último, hay que mantener fríos los alimentos. Los microorganismos patógenos se reproducen con la mayor rapidez a temperaturas entre 4 y 60°C (40 y 140°F). Por ello se deben llevar las provisiones de alimento directamente de la tienda a la casa y meterlas en el refrigerador o congelador tan pronto como sea posible. Nunca se debe dejar la comida cocinada sin refrigeración por más de dos horas. Los alimentos congelados deben descongelarse en el refrigerador, no a temperatura ambiente. Un poco de atención a la seguridad en los alimentos puede salvarte de muchos huéspedes indeseables en tu comida.



FIGURA E19-1 La carne de res a media cocción es un refugio para las bacterias peligrosas

del contacto con el oxígeno. Conforme se reproducen, las bacterias liberan su veneno paralizante en el torrente sanguíneo. En el caso de las bacterias del botulismo, un recipiente herméticamente cerrado de comida enlatada que no haya sido esterilizado adecuadamente podría representar un refugio. Al prosperar gracias a los nutrimentos en el interior de la lata, estos anaerobios producen una toxina tan potente que un solo gramo podría matar a 15 millones de personas. Inevitablemente, quizá, este poderoso veneno ha atraído la atención de los creadores de armas biológicas, quienes, según se cree, ya lo han incorporado en sus arsenales.

Los humanos combaten las enfermedades bacterianas antiguas y recientes

Las enfermedades bacterianas han tenido importantes repercusiones en la historia de la humanidad. Quizás el ejemplo más dramático es la peste bubónica, o “peste negra”, que mató a 100 millones de personas a mediados del siglo XIV. En muchas partes del mundo falleció una tercera parte de la población o más. La causa de la peste bubónica es la bacteria *Yersinia pestis*, sumamente infecciosa, que es diseminada por pulgas que se alimentan de ratas infectadas y luego se mudan a huéspedes humanos. Aunque la peste bubónica no ha resurgido como epidemia en gran escala, cada año se diagnostican en el mundo de 2000 a 3000 casos de pacientes con esta enfermedad.

Algunas bacterias patógenas parecen surgir de improviso. La enfermedad de Lyme, por ejemplo, era desconocida hasta 1975. La causa de este padecimiento, así llamado por la población de Old Lyme, Connecticut, donde fue descrito por primera vez, es la bacteria en forma de espiral *Borrelia burgdorferi*. El portador de la bacteria es la garrapata del venado, que la transmite a los seres humanos a los que muerde. En un principio, los síntomas se parecen a los de la gripe: escalofríos, fiebre y dolor corporal. Si no recibe tratamiento, semanas o meses después la víctima experimenta salpullido, ataques de artritis y, en algunos casos, anormalidades cardiacas y del sistema nervioso. Tanto los médicos como el público en general están cada vez más familiarizados con esta enfermedad, por lo que ha aumentado el número de pacientes que reciben tratamiento antes de que aparezcan síntomas graves.

Quizá los organismos patógenos más frustrantes son aquellos que vuelven a perseguirnos mucho tiempo después de que creíamos que estaban bajo control. La tuberculosis, una enfermedad bacteriana que alguna vez se erradicó casi por completo en los países desarrollados, va de nuevo en aumento en Estados Unidos y en otros lugares. Dos enfermedades bacterianas de transmisión sexual, la gonorrea y la sífilis, han alcanzado proporciones epidémicas alrededor del mundo. El cólera, una enfermedad que se transmite por medio del agua y que aparece cuando las aguas negras contaminan el agua potable o las zonas de pesca, está bajo control en los países desarrollados, pero sigue siendo un gran asesino en las partes más pobres del mundo.

Algunas especies bacterianas comunes son dañinas

Algunas bacterias patógenas se encuentran extendidas a tal grado y son tan comunes que quizá jamás nos libremos de sus efectos nocivos. Por ejemplo, diferentes formas de la abundante bacteria estreptococo producen diversas enfermedades. Un tipo de estreptococo provoca inflamación de garganta.

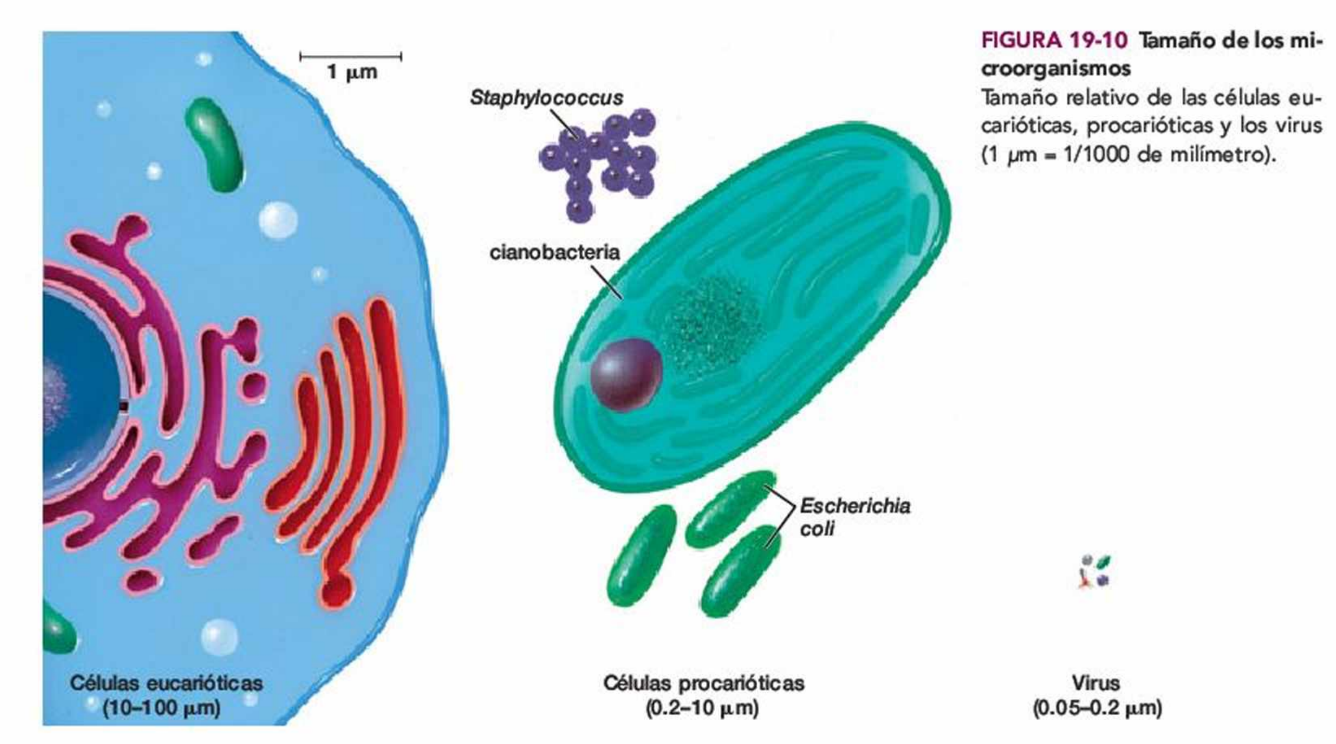


FIGURA 19-10 Tamaño de los microorganismos
Tamaño relativo de las células eucarióticas, procarióticas y los virus (1 μm = 1/1000 de milímetro).

Otro, el *Streptococcus pneumoniae*, causa neumonía al estimular una reacción alérgica que obstruye los pulmones con fluidos. Otra forma de estreptococo se ha vuelto famosa como la "bacteria carnívora". Un pequeño porcentaje de las personas que llegan a infectarse de esta cepa de estreptococo experimenta síntomas graves, que se describen morbosamente en la prensa amarillista con titulares como "Un bicho asesino se comió mi cara". Cada año, unos 800 estadounidenses son víctimas de fascitis necrosante (como se conoce más correctamente la infección que "devora la carne"), y alrededor del 15 por ciento de ellos fallecen. Los estreptococos penetran por lesiones de la piel y expelen toxinas que destruyen la carne directamente o que estimulan un ataque desaforado por parte del sistema inmunitario contra las propias células del cuerpo. Una extremidad puede quedar destruida en cuestión de horas y en algunos casos sólo una amputación consigue detener la rápida destrucción de los tejidos. En otros casos, estas raras infecciones provocadas por estreptococos invaden todo el cuerpo y provocan la muerte en cuestión de días.

Una de las bacterias más comunes que habitan en el aparato digestivo del ser humano es la *Escherichia coli*, que también es capaz de provocar daño. Diferentes poblaciones de *E. Coli* pueden diferir genéticamente y algunas de tales diferencias genéticas transforman esta especie benigna en patógena. Una cepa particularmente notoria, conocida como O157:H7, infecta a unos 70,000 estadounidenses cada año, y unos 60 de ellos mueren a causa de sus efectos. La mayoría de las infecciones provocadas por la bacteria O157:H7 son el resultado de consumir carne de res contaminada. Aproximadamente un tercio del ganado vacuno en Estados Unidos tiene la cepa O157:H7 en su tracto intestinal, y la bacteria puede transmitirse a los seres humanos cuando un matadero inadvertidamente muele parte de los intestinos de un animal para obtener carne para hamburguesas. Una vez en el aparato digestivo del humano, la bacteria O157:H7 se adhiere firmemente a la pared del intestino y comienza a liberar una toxina que causa sangrado intestinal y se propaga a otros órganos a los que también provoca daños. La mejor defensa contra la bacteria O157:H7 es cocer perfectamente toda la carne que se va a consumir. (Para más consejos sobre cómo protegernos de las bacterias en los alimentos, véase la sección "Enlaces con la vida: Comensales indeseables").

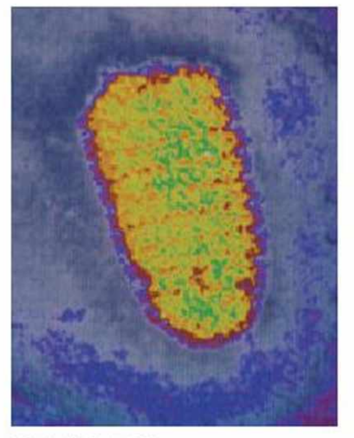
La mayoría de las bacterias son inofensivas

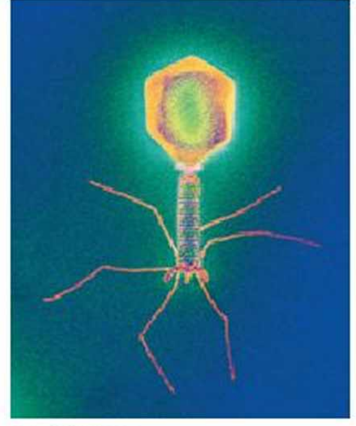
Aunque algunas bacterias atacan al cuerpo humano, la mayoría de aquellas con las que compartimos nuestro cuerpo son inocuas e incluso benéficas. Por ejemplo, la comunidad bacteriana normal de la vagina femenina crea un ambiente hostil a las infecciones por parásitos como las levaduras. Las bacterias que habitan sin causar daño en nuestros intestinos son una fuente importante de vitamina K. Como expresó alguna vez con gran propiedad el médico, investigador y escritor Lewis Thomas: "La naturaleza patógena es, en cierto sentido, una característica que requiere de gran destreza, y sólo una pequeñísima fracción de las innumerables toneladas de microbios del planeta la han desarrollado; la mayoría de las bacterias se ocupan en sus propios asuntos, examinando y reciclando el resto de la vida".

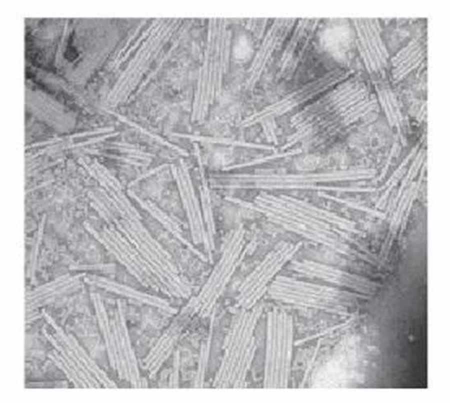
19.4 ¿QUÉ SON LOS VIRUS, LOS VIROIDES Y LOS PRIONES?

Las partículas conocidas como **virus** generalmente se encuentran en estrecha asociación con organismos vivos, pero la mayoría de los biólogos no consideran que tengan vida, pues no presentan las características propias de ésta. Por ejemplo, no son células ni se componen de células. Más aún, son incapaces de cumplir por sí solos tareas básicas que las células vivientes desempeñan comúnmente. Los virus carecen de ribosomas que les permitan fabricar proteínas, tampoco tienen citoplasma ni son capaces de sintetizar moléculas orgánicas ni de extraer y utilizar la energía almacenada en tales moléculas. No poseen membranas propias y no pueden crecer ni reproducirse por sí solos. La simplicidad de los virus parece situarlos fuera del mundo de los seres vivos.

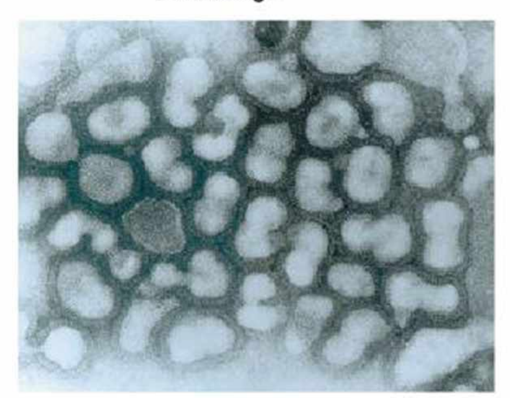
FIGURA 19-11 Los virus tienen diversidad de formas
La forma viral está determinada por la naturaleza de la cubierta proteica de los virus.


virus de la rabia


bacteriófago



virus del mosaico del tabaco


virus de la influenza

Un virus consiste en una molécula de DNA o RNA envuelta en una cubierta proteica

Los virus son diminutos, mucho más pequeños que las células procarióticas de menor tamaño (FIGURA 19-10). Una partícula viral es tan pequeña (de 0.05 a 0.2 micrómetros de diámetro) que para verla es necesaria la enorme potencia de amplificación del microscopio electrónico. Con ese aumento es posible ver que los virus adoptan una gran variedad de formas (FIGURA 19-11).

Los virus constan de dos partes principales: una molécula de material hereditario y una cubierta proteica o cápside que envuelve esa molécula. La molécula hereditaria puede ser DNA o RNA, ya sea de una sola cadena o de doble cadena, lineal o circular. La cubierta proteica puede estar rodeada de una envoltura formada a partir de la membrana plasmática de la célula huésped (FIGURA 19-12).

Los virus son parásitos

Los virus son parásitos de las células vivas. (Los parásitos viven dentro de los organismos huésped o sobre ellos, y les causan daño). Un virus sólo puede replicarse dentro de una célula **huésped**, la célula que un virus u otro agente perjudicial infecta. La replicación viral se inicia cuando un virus penetra en la célula huésped; una vez que el virus ha entrado en ella, el material genético viral toma el mando. La célula huésped "secuestrada" es obligada a utilizar las instrucciones codificadas en los genes virales para producir los componentes de nuevos virus. Las piezas se ensamblan rápidamente, y un ejército de nuevos virus brota dispuesto a invadir y conquistar las células vecinas (véase la sección "De cerca: ¿Cómo se replican los virus?").

Los virus tienen huéspedes específicos

Cada tipo de virus se especializa en atacar células específicas del huésped. Hasta donde sabemos, ningún organismo es inmune a todos los virus. Incluso las bacterias sucumben víctimas de los invasores virales; los virus que infectan bacterias se llaman **bacteriófagos** (FIGURA 19-13). Los bacteriófagos pronto se consideraron importantes para tratar enfermedades provocadas por bacterias, conforme muchas bacterias causantes de enfermedades se han vuelto cada vez más resistentes a los antibióticos. Los tratamientos basados en bacteriófagos también podrían tomar ventaja de la especificidad de los virus, al permitir atacar sólo bacterias específicas y no muchas otras bacterias en el cuerpo que son inocuas o benéficas.

En los organismos multicelulares como plantas y animales, diferentes virus se especializan en atacar tipos particulares de células. Los virus que provocan el resfriado común, por ejemplo, atacan las membranas del tracto respiratorio; los que producen el sarampión infectan la piel, y el virus de la rabia ataca las células nerviosas. Cierto tipo de virus del herpes se especializa en las membranas mucosas de la boca y los labios y produce fuegos labiales; un segundo tipo produce úlceras similares en los órganos genitales. Los virus del herpes se establecen de forma permanente en el cuerpo y hacen erupción con periodicidad (por lo general en momentos de estrés) como

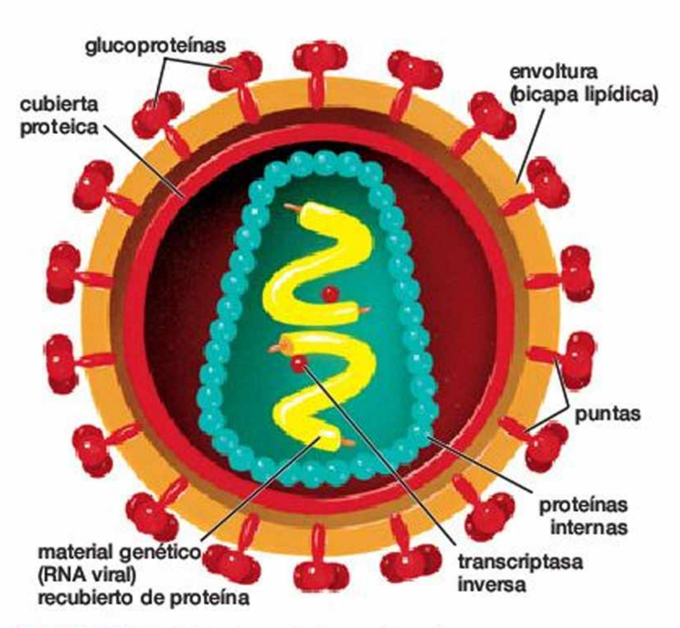


FIGURA 19-12 Estructura viral y replicación
Corte transversal del virus causante del SIDA. Adentro hay material genético rodeado de una cubierta proteica y moléculas de transcriptasa inversa, una enzima que cataliza la transcripción de DNA a partir de la plantilla de RNA viral después que el virus entra en la célula. El virus del SIDA se cuenta entre los que tienen además una envoltura externa que se forma a partir de la membrana plasmática de la célula huésped. Unas puntas de glucoproteína (proteína y carbohidrato) se proyectan desde la envoltura y ayudan al virus a adherirse a su célula huésped. **PREGUNTA: ¿Por qué los virus son incapaces de reproducirse fuera de una célula huésped?**

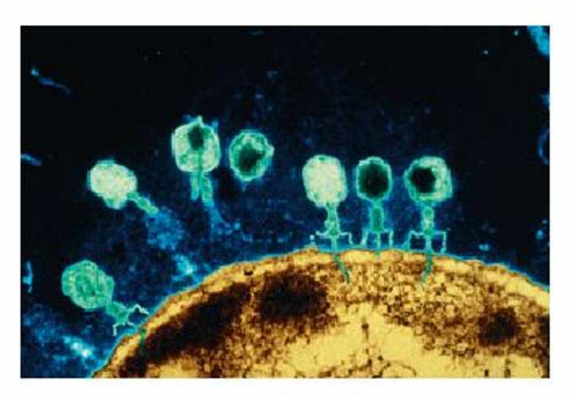


FIGURA 19-13 Algunos virus infectan bacterias
En esta micrografía electrónica se observan bacteriófagos que atacan a una bacteria. Los bacteriófagos inyectan su material genético en el interior y sus cubiertas proteicas permanecen adheridas a la pared celular bacteriana. Las manchas oscuras que se observan dentro de la bacteria son virus recién formados. **PREGUNTA: En biotecnología a menudo se utilizan virus para transferir genes entre células de distinta especie. ¿Qué propiedades de los virus los hacen útiles para este propósito?**

úlceras infecciosas. La devastadora enfermedad llamada SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), que inutiliza el sistema inmunitario del organismo, se debe a un virus que ataca un tipo específico de leucocitos que controlan la respuesta inmunitaria del cuerpo. También se ha vinculado a los virus con ciertos tipos de cáncer, como la leucemia de células T (un cáncer de los leucocitos), el de hígado y el cervical.

Las infecciones virales son difíciles de combatir

Puesto que los virus son agentes infecciosos que necesitan de la maquinaria celular de su huésped, las enfermedades que causan son de difícil tratamiento. Los antibióticos, que son tan eficaces contra muchas infecciones bacterianas, resultan inútiles contra los virus, en tanto que los agentes antivirales pueden destruir las células huésped junto con los virus. A pesar de la dificultad de atacar los virus que "se esconden" dentro de las células, se han desarrollado varios medicamentos antivirales. Muchos de ellos destruyen o bloquean la función de las enzimas que los virus que se desea atacar requieren para replicarse.

Por desgracia, los beneficios de la mayoría de los medicamentos antivirales son limitados porque los virus rápidamente desarrollan resistencia a ellos. Las tasas de mutación son muy altas entre los virus, en parte porque carecen de mecanismos para corregir los errores que ocurren durante la duplicación del DNA o RNA. Casi es inevitable que cuando se ataca una población de virus mediante un antiviral, surja una mutación que les confiere resistencia al medicamento. Los virus resistentes prosperan, se replican en grandes cantidades y se transmiten a nuevos huéspedes humanos. Finalmente, los virus resistentes predominan, de manera que el medicamento antiviral que antes resultaba eficaz se vuelve inútil.

La dificultad de combatir las infecciones virales hace posible la creación de armas biológicas basadas en virus. De especial importancia en este sentido es el virus de la viruela, una enfermedad que se ha erradicado en condiciones naturales; sólo existen dos laboratorios bien resguardados y de propiedad gubernamental donde se cultiva el virus de la viruela, uno en Rusia y el otro en Estados Unidos. No obstante, es probable que existan muestras de cultivo en otros lugares. Ante esta posibilidad, los planes para destruir las reservas aún existentes del virus se han pospuesto de manera indefinida para que los virus almacenados puedan utilizarse en investigaciones para desarrollar una vacuna más eficaz contra la viruela. Otra amenaza potencial es el virus que causa la fiebre hemorrágica de Ébola, una enfermedad grave que mata a más del 90 por ciento de sus víctimas, la mayoría de las cuales habitan en África. El virus del Ébola es motivo de doble preocupación: por un lado, es una enfermedad infecciosa que apenas comienza a surgir, y por otro, es un arma biológica potencial. Actualmente no existe un tratamiento eficaz para combatir esta enfermedad ni tampoco una vacuna para prevenirla.

Algunos agentes infecciosos son aún más simples que los virus

Los **viroides** son partículas infecciosas que carecen de cubierta proteica y que consisten en cadenas cortas y circulares de RNA. A pesar de su simplicidad, los viroides son capaces de entrar en el núcleo de una célula huésped y dirigir la síntesis de nuevos viroides. Se ha atribuido a los viroides alrededor de una docena de enfermedades de los cultivos, entre ellas la del pepino pálido, las manchas del aguacate y la enfermedad del tubérculo ahusado de la papa.

Los **priones** son aún más enigmáticos que los viroides. En la década de 1950, unos médicos que estudiaban a los fore, una tribu primitiva de Nueva Guinea, quedaron desconcertados al observar numerosos casos de una enfermedad degene-

¿Cómo se replican los virus?

Los virus se multiplican, o replican, utilizando su propio material genético, que consiste en RNA o DNA de cadena sencilla o doble, según el virus de que se trate. Este material sirve como plantilla (o plano) para las proteínas virales y el material genético necesarios para crear nuevos virus. Las enzimas virales también pueden participar en la replicación, pero el proceso en conjunto depende de la maquinaria bioquímica que la célula huésped utiliza para elaborar sus propias proteínas.

La replicación viral sigue una secuencia general:

1. *Penetración*. Los virus son fagocitados por la célula huésped (endocitosis). Algunos virus tienen proteínas superficiales que se unen a los receptores de la membrana plasmática de la célula huésped y estimulan la endocitosis. Otros virus están recubiertos por una envoltura capaz de fusionarse con la membrana del huésped. A continuación, el material genético viral se libera dentro del citoplasma.

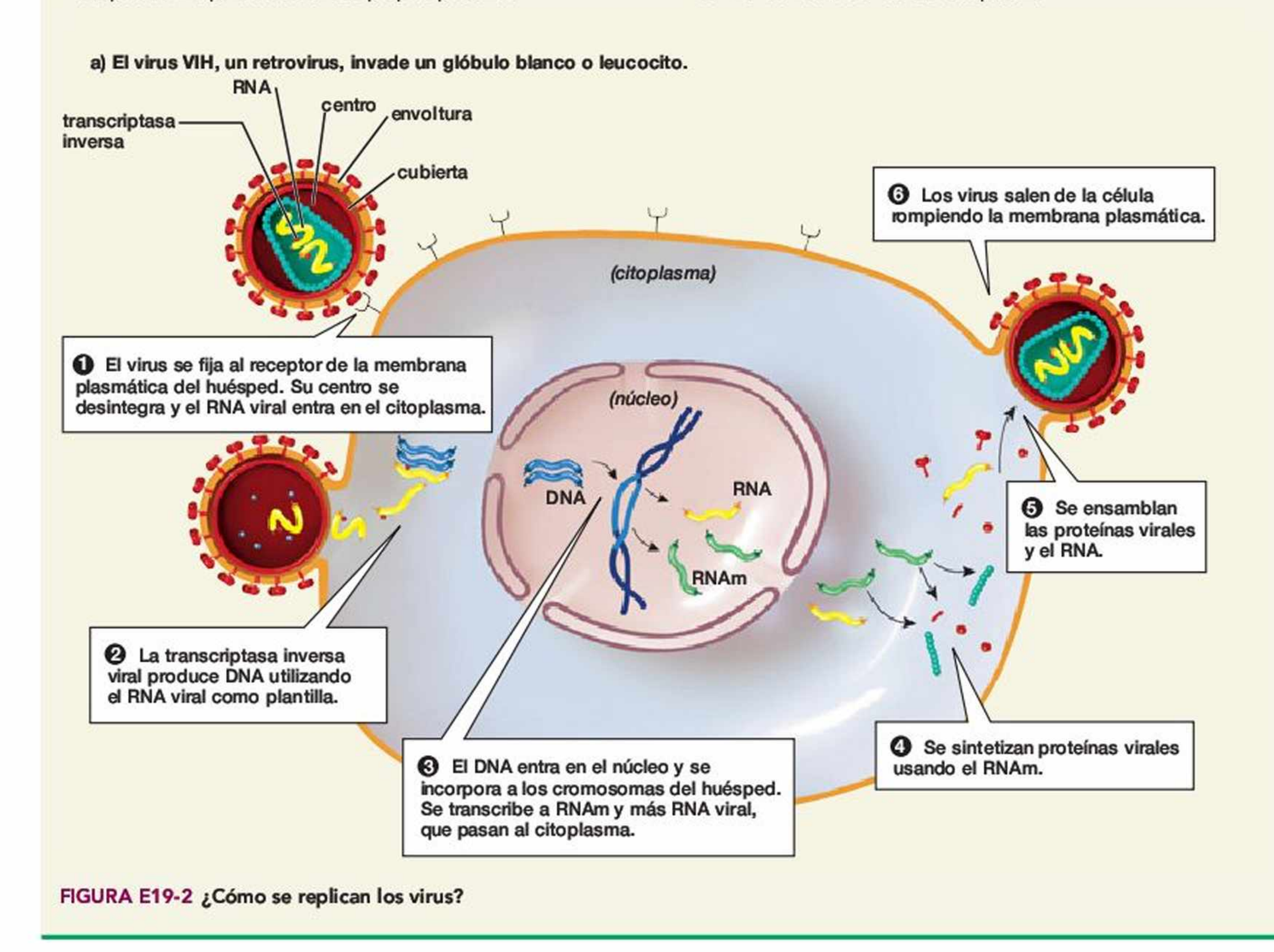


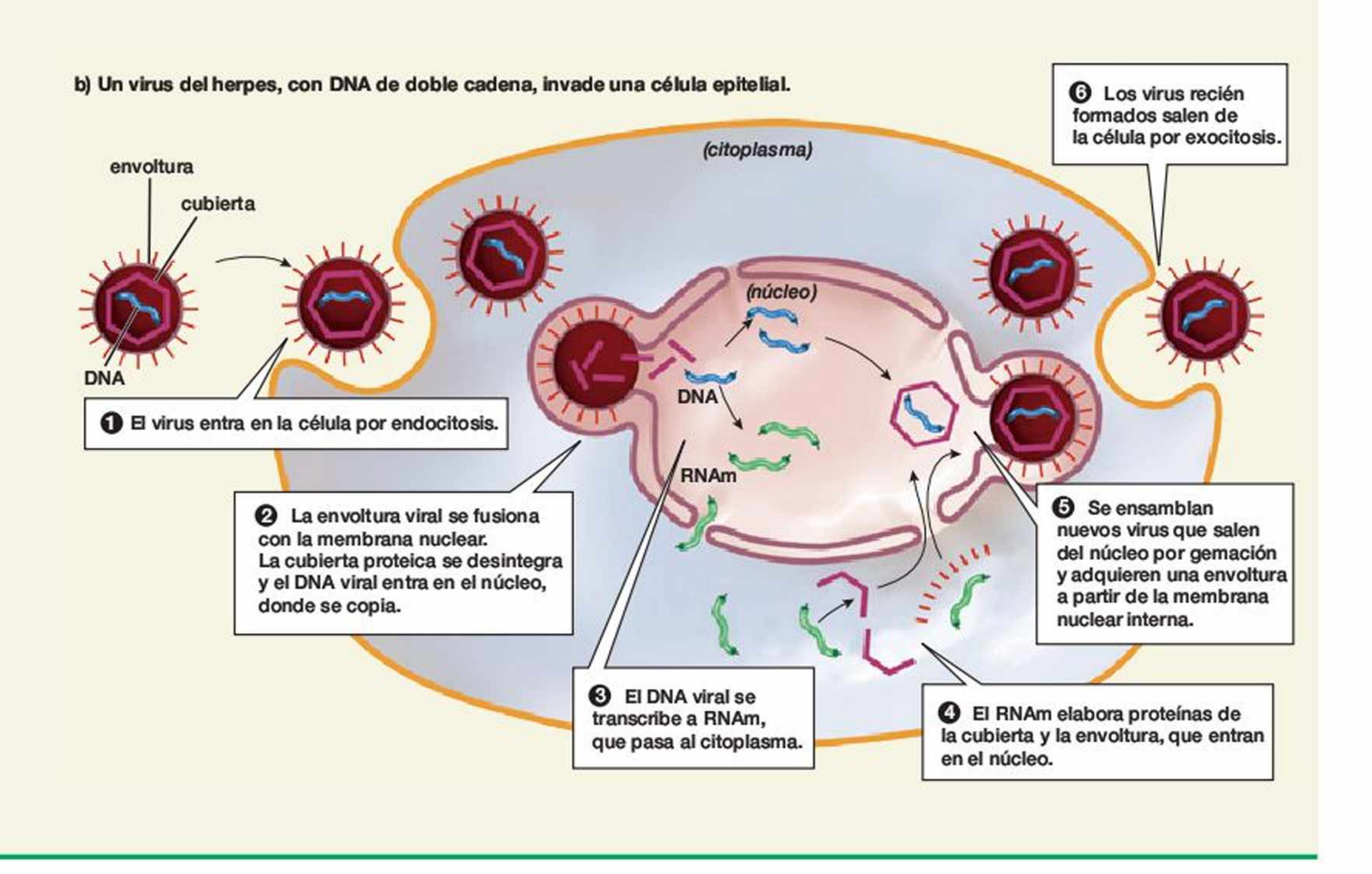
FIGURA E19-2 ¿Cómo se replican los virus?

rativa mortal del sistema nervioso, a la que los fore llamaban *kuru*. Los síntomas del kuru —pérdida de coordinación, demencia y finalmente la muerte— eran similares a los de la extraña, aunque más extendida, *enfermedad de Creutzfeldt-Jakob* en los seres humanos y de la *tembladera (o scrapie)* y la *encefalopatía espongiforme bovina*, enfermedades de los animales domésticos de cría (véase el estudio de caso "Proteínas misteriosas" en el capítulo 3). Todas estas enfermedades provocan que el tejido cerebral se torne esponjoso, es decir, lleno de huecos. Los investigadores de Nueva Guinea averiguaron finalmente que el kuru se transmitía por la vía de un canibalismo ritual; los miembros de la tribu fore honraban a sus muertos consumiendo su cerebro. Esta práctica dejó de llevarse a cabo a partir de entonces y el kuru ha desaparecido casi en su totalidad. Es evidente que la causa del kuru era un agente infeccioso transmitido por tejido cerebral infectado, pero, ¿cuál era ese agente?

En 1982, el neurólogo y ganador del Premio Nobel, Stanley Prusiner, publicó pruebas de que la causa de la tembladera (y, por extensión, el kuru, la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob y varios padecimientos similares más) era un agente infeccioso compuesto únicamente de proteína. Esta idea parecía absurda en aquella época, porque casi todos los científicos pensaban que los agentes infecciosos debían contener material genético, como DNA o RNA, para replicarse. Pero Prusiner y sus colaboradores consiguieron aislar el agente infeccioso de hámsteres infectados con tembladera y demostrar que no contenía ácidos nucleicos. Los investigadores dieron el nombre de *priones* a estas partículas infecciosas puramente proteicas (FIGURA 19-14).

2. *Replicación*. El material genético viral se copia muchas veces.
3. *Transcripción*. El material genético viral se utiliza como plano para elaborar RNA mensajero (RNAm).
4. *Síntesis de proteínas*. En el citoplasma del huésped, el RNAm viral se utiliza para sintetizar proteínas virales.
5. *Ensamblado viral*. El material genético y las enzimas virales quedan envueltas por su cubierta proteica.
6. *Liberación*. Los virus emergen de la célula por "gemación" desde la membrana celular o por ruptura de la célula.

Aquí se representan dos tipos de ciclo vital de los virus. En la **FIGURA E19-2a** se ilustra el *virus de la inmunodeficiencia humana (VIH)*, causante del SIDA, que es un *retrovirus*. Los retrovirus utilizan RNA de cadena sencilla como plantilla para elaborar DNA de cadena doble mediante una enzima viral denominada *transcriptasa inversa*. Existen muchos otros retrovirus y varios de ellos producen cánceres o tumores. En la **FIGURA E19-2b** se ilustra el *virus del herpes*, que contiene DNA de cadena doble que se transcribe a RNAm.



¿Cómo puede una proteína replicarse por sí sola y ser infecciosa? No todos los investigadores están convencidos de que esto sea posible. Sin embargo, las investigaciones recientes han permitido bosquejar un posible mecanismo de replicación para los priones. Resulta que los priones consisten en una única proteína que es producida por las células nerviosas normales. Algunas copias de esta molécula proteica normal, por razones que aún no se comprenden bien, se pliegan de una forma errónea y de este modo se transforman en priones infecciosos. Al parecer, una vez que están presentes, los priones inducen la transformación de otras copias normales de la molécula proteica en priones. Con el tiempo, su concentración en el tejido nervioso podría llegar a ser lo suficientemente grande para provocar daño y degeneración celulares. ¿Por qué una leve alteración de una proteína normalmente benigna tiene el potencial de convertirla en una peligrosa asesina de células? Nadie lo sabe.

Otra peculiaridad de las enfermedades causadas por priones es que pueden heredarse además de transmitirse por infección. Investigaciones recientes han demostrado que ciertas mutaciones leves del gen que contiene el código de la proteína priónica "normal" aumentan la probabilidad de que la proteína se pliegue en forma anormal. Si una de estas mutaciones se transmite genéticamente a los descendientes, también se puede heredar la tendencia a contraer una enfermedad priónica.

Nadie sabe con certeza cómo se originaron estas partículas infecciosas

El origen de los virus, viroides y priones es incierto. Algunos científicos piensan que la enorme variedad de mecanismos de

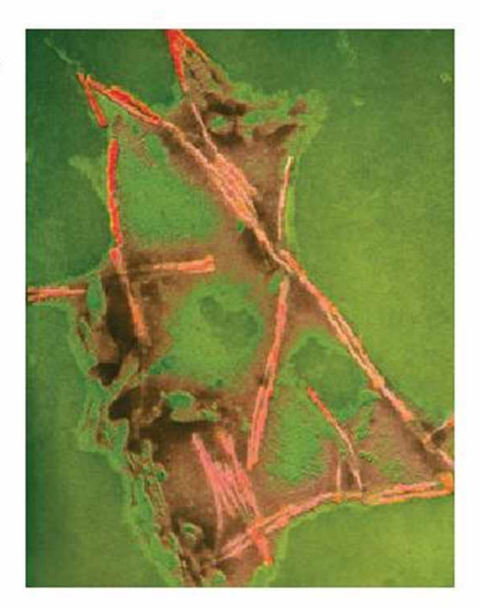


FIGURA 19-14 Los priones: proteínas enigmáticas
Un corte del cerebro de una vaca infectada con encefalopatía espongiforme bovina contiene agrupamientos fibrosos de proteínas priónicas.

autorreplicación que se da entre estas partículas refleja su condición de vestigios evolutivos de las etapas más antiguas de la historia de la vida, antes que la evolución se estableciera a partir de las moléculas más grandes y de doble cadena de DNA que nos resultan más familiares. Otra posibilidad es que los virus, viroides y priones sean los "descendientes" de células parasitarias que sufrieron degeneración. Estos antiguos parásitos pudieron haber alcanzado tal éxito en la explotación de sus huéspedes, que con el tiempo perdieron la capacidad de sintetizar todas las moléculas necesarias para sobrevivir y terminaron dependiendo de la maquinaria bioquímica del huésped. Cualquiera que haya sido el origen de estas partículas infecciosas, su éxito plantea un desafío permanente a los seres vivos.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO AGENTES DE MUERTE



Aunque se piensa que la bacteria que provoca el ántrax es el arma biológica por antonomasia, muchos otros agentes infecciosos también tienen el potencial de convertirse en armas. Éstos incluyen los virus que causan la viruela y la fiebre hemorrágica del Ébola, así como las bacterias que causan la peste. También existe evidencia de que algunos países están intentando utilizar la ingeniería genética para "mejorar" los microorganismos patógenos; por ejemplo, quizá estén añadiendo genes de resistencia a los antibióticos a las bacterias responsables de la peste para que se más difícil tratar a las víctimas de un ataque, quienes tendrán mayores probabilidades de morir.

Antes de 2001, la humanidad dependía de la política, la diplomacia y de la repulsión generalizada hacia el concepto de guerra biológica para protegerse de su terrible potencial destructivo. Sin embargo, en la actualidad es dolorosamente claro que la humanidad también depende de la voluntad de los pueblos para utilizar las armas biológicas. Por desgracia, se requiere de escasa experiencia para cultivar bacterias o virus patógenos, y el material y equipo necesarios para ello se adquieren fácilmente. Dada la dificultad para evitar que las armas biológicas caigan en las manos equivocadas, muchas investigaciones actuales se enfocan en desarrollar herramientas para detectar ataques y contrarrestar sus perjuicios.

No es fácil detectar un ataque biológico, puesto que los microorganismos patógenos son invisibles y los síntomas podrían tardar horas o días en aparecer después de consumado el ataque. No obstante, la detección oportuna es crucial si se quiere dar una respuesta eficaz, y en la actualidad se están desarrollando rápidamente una variedad de nuevas tecnologías de detección. Los detectores deben permitir distinguir microorganismos liberados intencionalmente entre una multitud de microbios inocuos que por lo regular viven en el aire, agua y suelo. Un enfoque prometedor depende de sensores que incorporan células vivas humanas inmunes, las cuales se han modificado genéticamente para lanzar destellos cuando las moléculas receptoras en sus membranas celulares se unan con un microorganismo patógeno particular.

Una vez que se detecta un ataque, la tarea fundamental consiste en brindar atención a quienes han sido el blanco. Por consiguiente, desarrollar tratamientos posteriores a la exposición que actúen rápido y se distribuyan fácilmente es una prioridad para los investigadores. Por ejemplo, los biólogos han investigado profundamente el mecanismo por el cual las toxinas que liberan las bacterias del ántrax atacan y dañan las células. Un mejor entendimiento de este proceso ha mejorado la capacidad de los investigadores para bloquearlo y ha generado varias ideas prometedoras para desarrollar antídotos que podrían utilizarse junto con antibióticos como tratamiento para la exposición al ántrax.

Piensa en esto La amenaza de un ataque biológico ha desatado un debate: ¿debería inmunizarse a grandes poblaciones de individuos contra los agentes potenciales de ataque para los cuales existen vacunas? La vacunación masiva es costosa e inevitablemente provocaría algunas muertes a causa de reacciones adversas ocasionales. ¿La mayor protección y la tranquilidad que vendrían junto con la vacunación masiva valdrían ese precio?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

19.1 ¿Cuáles son los organismos que constituyen los dominios procarióticos Bacteria y Archaea?

Los miembros de los dominios Bacteria y Archaea —las bacterias y las arqueas— son unicelulares y procarióticos. Las bacterias y las arqueas no son parientes cercanos y difieren en varios aspectos fundamentales, como la composición de la pared celular, la secuencia del RNA ribosómico y la estructura lipídica de la membrana. Una pared celular determina las formas características de los procariotas: redonda, de bastón o espiral.

19.2 ¿Cómo sobreviven y se reproducen los procariotas?
Ciertos tipos de bacterias se mueven utilizando sus flagelos; otros forman esporas que se esparcen profusamente y resisten condiciones ambientales desfavorables. Las bacterias y arqueas han colonizado casi todos los hábitat de la Tierra, incluidos ambientes calientes, ácidos, muy salados y anaeróbicos

Los procariotas obtienen energía en una variedad de formas. Algunos, incluidas las cianobacterias, dependen de la fotosíntesis. Otros son quimiosintéticos y descomponen las moléculas inorgánicas para obtener energía. Las formas heterotróficas son capaces de consumir una gran variedad de compuestos orgánicos. Muchos son anaeróbicos y son capaces de obtener energía a partir de la fermentación cuando no hay oxígeno disponible. Los procariotas se reproducen por fisión binaria y pueden intercambiar material genético por conjugación.

Web tutorial 19.1 Conjugación bacteriana

19.3 ¿Cómo afectan los procariotas a los humanos y a otros eucariotas?
Algunas bacterias son patógenas y provocan trastornos como neumonía, tétanos, botulismo y enfermedades de transmisión sexual como la gonorrea y la sífilis. Sin embargo, la mayoría de las bacterias son inofensivas para los humanos y desempeñan papeles importantes en los ecosistemas naturales. Algunas viven en el tracto digestivo de los rumiantes y descomponen la celulosa. Las bacterias que fijan el nitrógeno enriquecen el suelo y ayudan al crecimiento de las plantas. Muchas otras viven de los cadáveres y desperdicios de otros organismos, liberando nutrimentos susceptibles de reutilizarse.

19.4 ¿Qué son los virus, los viroides y los priones?
Los virus son parásitos compuestos de una cubierta proteica que envuelve el material genético. No poseen células y son incapaces de moverse, crecer o reproducirse fuera de una célula viva. Los virus invaden las células de un huésped específico y utilizan la energía, las enzimas y los ribosomas de la célula huésped para producir más partículas virales, que son liberadas cuando la célula se rompe. Muchos virus son patógenos para los seres humanos, entre ellos los causantes del resfriado y la gripe, el herpes, el SIDA y ciertas formas de cáncer.

Los viroides son cadenas cortas de RNA que invaden el núcleo de una célula huésped y dirigen la síntesis de nuevos viroides. Hasta la fecha, se sabe que los viroides originan sólo ciertas enfermedades de las plantas.

Los priones se han relacionado con enfermedades del sistema nervioso, como el kuru, la enfermedad de Creutzfeld-Jakob y la tembladera. Los priones tienen la singular característica de carecer de material genético: se componen exclusivamente de proteína priónica mutante, que actúa como una enzima que cataliza la formación de más priones a partir de proteína priónica normal.

Web tutorial 19.2 Replicación de retrovirus

Web tutorial 19.3 Replicación del virus del herpes

TÉRMINOS CLAVE

anaerobio *pág. 387*
bacterias fijadoras de nitrógeno *pág. 388*
bacteriófago *pág. 392*
conjugación *pág. 388*
endospora *pág. 386*
flagelo *pág. 385*
huésped *pág. 392*
patógeno *pág. 389*
plásmido *pág. 388*
prión *pág. 393*
tinción de Gram *pág. 384*
viroide *pág. 393*
virus *pág. 391*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Describe algunas de las formas en que las bacterias obtienen energía y nutrimentos.
2. ¿Qué son las bacterias fijadoras de nitrógeno y qué papel desempeñan en los ecosistemas?
3. ¿Qué es una endospora? ¿Cuál es su función?
4. ¿Qué es la conjugación? ¿Qué papel desempeñan los plásmidos en la conjugación?
5. ¿Por qué los procariotas son especialmente útiles en la biorremediación?
6. Describe la estructura de un virus típico. ¿Cómo se replican los virus?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. En ciertos países en desarrollo es posible adquirir antibióticos sin receta médica. ¿Por qué? ¿Qué consecuencias biológicas podría acarrear esta práctica?
2. Antes del descubrimiento de los priones, muchos biólogos (si no es que todos) habrían estado de acuerdo con esta afirmación: "Es un hecho que no puede existir ningún organismo ni partícula infecciosa sin ácido nucleico (como DNA o RNA)". ¿Qué lecciones nos enseñan los priones acerca de la naturaleza, la ciencia y la investigación científica? Tal vez quieras repasar el capítulo 1 para responder esta pregunta.
3. Plantea argumentos a favor y en contra de la afirmación "los virus están vivos".

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Costerton, J. y Steart, P. "Battling Biofilms". *Scientific American*, julio de 2001. Se explica cómo se forman las biopelículas y cómo combatirlas.

Madigan, M. y Marrs, B. "Extremophiles". *Scientific American*, abril de 1997. Se habla de los procariotas que prosperan en condiciones extremas y de los usos potenciales de las enzimas que lo permiten.

Prusiner, S. "The Prion Diseases". *Scientific American*, enero de 1995. Una descripción de los priones y de la investigación que condujo a su descubrimiento, desde el punto de vista del científico más influyente en el campo.

Prusiner, S. "Detecting Mad Cow Disease". *Scientific American*, julio de 2004. Un panorama desde la perspectiva de la salud pública sobre la encefalopatía espongiforme bovina y de los nuevos métodos para realizar pruebas de detección de esta enfermedad al ganado.

Villarreal, L. "Are Viruses Alive?" *Scientific American*, diciembre de 2004. Un panorama de lo que sabemos acerca de los virus y sus efectos en la vida.

Young, J. y Collier, R. J. "Attacking Anthrax". *Scientific American*, marzo de 2002. Un resumen de la investigación reciente que podría ayudar a desarrollar nuevas técnicas para detectar y tratar el ántrax.

CAPÍTULO

20 La diversidad de los protistas



El protista fotosintético *Caulerpa taxifolia* es un invasor indeseable en los mares de aguas templadas.

DE UN VISTAZO



ESTUDIO DE CASO EL MONSTRUO VERDE

EN CALIFORNIA, ES UN DELITO poseer, transportar o vender *Caulerpa*. ¿Se trata de alguna droga ilegal o de un tipo de arma? No, simplemente es una pequeña alga marina. Entonces, ¿por qué los legisladores querrían prohibirla en su estado?

La historia de *Caulerpa* como enemigo público número uno surge a inicios de la década de 1980 en el zoológico de Wilhelmina en Stuttgart, Alemania. En esa ciudad, los cuidadores de un acuario de agua salada encontraron que el alga tropical *Caulerpa taxifolia* era atractiva, por lo que serviría como adorno de fondo para los peces tropicales del acuario del zoológico. Además, años de cruzamientos en ese zoológico habían producido una generación de algas marinas bien adaptadas a la vida del acuario. La nueva especie era muy resistente y podía sobrevivir en aguas mucho más frías que las aguas tropicales en las cuales la *Caulerpa* habitaba originalmente. Esta nueva generación que vivía en el acuario no sólo era resistente, sino también atractiva, y los administradores del acuario amablemente enviaban ejemplares a otras instituciones que los solicitaban para exhibirlos en sus propios acuarios.

Una institución que recibió algunos ejemplares fue el Museo Oceanográfico de Mónaco, el cual ocupa un edificio estatal que se encuentra casi a orillas del mar Mediterráneo. En 1984, un biólogo marino que visitaba el museo descubrió una pequeña mancha de *Caulerpa* que se estaba extendiendo en las aguas situadas precisamente debajo del museo. Es probable que alguien que limpió el acuario haya arrojado de forma descuidada agua al Mediterráneo contaminándolo con la *Caulerpa*.

Para 1989, la mancha de *Caulerpa* había crecido tanto que cubría varios acres y se había extendido hasta formar una alfombra continua que parecía excluir a todos los demás organismos que habitaban normalmente en el fondo del mar Mediterráneo. Los herbívoros locales, como el erizo de mar y los peces, no se alimentan del alga *Caulerpa*.

Pronto se hizo evidente que esta alga se expandía rápidamente desplazando a las especies nativas, ya que no hay depredadores que controlen su población. Para mediados de la década de 1990 cundió la alarma entre los biólogos cuando encontraron *Caulerpa* en toda la costa mediterránea desde España hasta Italia. En la actualidad crece en lechos extensos por todo el mar Mediterráneo y cubre vastas áreas del fondo marino.

A pesar de esta amenaza para los ecosistemas, la *Caulerpa* es una criatura fascinante. Volveremos a hablar de esta alga y su biología después de estudiar los protistas, un grupo que incluye a las algas verdes marinas como la *Caulerpa*, junto con un gran número de organismos.

20.1 ¿QUÉ SON LOS PROTISTAS?

Dos de los dominios de los seres vivos, Bacteria y Archaea, contienen solamente procariotas. El tercer dominio, Eukarya, incluye a todos los organismos eucarióticos. Los miembros más sobresalientes del tercer dominio son los reinos Plantae, Fungi y Animalia, de los cuales nos ocuparemos en los capítulos 21 al 24. Los eucariotas restantes constituyen una colección diversa de linajes evolutivos conocidos en conjunto como **protistas** (**tabla 20-1**). El término "protista" no describe una verdadera unidad evolutiva que comparte características, sino que es un término acomodaticio que significa "cualquier eucariota que no es una planta, un animal o un hongo". Aproximadamente se han descrito 60,000 especies de protistas.

Tabla 20-1 Los principales grupos de protistas

Grupo	Subgrupo	Locomoción	Nutrición	Características representativas	Género representativo
Excavados	Diplomónadas	Nadan con flagelos	Heterótrofa	Sin mitocondria; habitan en el suelo o en el agua o son parásitos	*Giardia* (parásito intestinal de mamíferos)
	Parabasálidos	Nadan con flagelos	Heterótrofa	Sin mitocondria; parásito o comensal	*Tricomonas* (causan tricomoniasis, una enfermedad de transmisión sexual)
Euglenozoos	Euglénidos	Nadan con un flagelo	Autótrofa; fotosintética	Tienen mancha ocular; viven en agua dulce	*Euglena* (habita comúnmente en estanques)
	Kinetoplástidos	Nadan con flagelos	Heterótrofa	Habitan en el suelo o el agua o son parásitos	*Tripanosoma* (causa la enfermedad africana del mal del sueño)
Stramenopiles (Cromistas)	Mohos acuáticos	Nadan con flagelos (gametos)	Heterótrofa	Filamentosos	*Plasmopara* (causa mildiú velloso)
	Diatomeas	Se deslizan sobre superficies	Autótrofa; fotosintética	Concha de sílice; la mayoría son marinas	*Navicula* (se desliza hacia la luz)
	Algas pardas	Sin motilidad	Autótrofa; fotosintética	Algas marinas de océanos templados	*Macrocystis* (forma bosques de quelpos)
Alveolados	Dinoflagelados	Nadan con dos flagelos	Autótrofa; fotosintética	Muchos son bioluminiscentes; a menudo tienen celulosa	*Gonyaulax* (causa la marea roja)
	Apicomplexa	Sin motilidad	Heterótrofa	Todos son parásitos; forman esporas infecciosas	*Plasmodium* (causa la malaria)
	Ciliados	Nadan con cilios	Heterótrofa	La mayoría son células únicas complejas	*Paramecium* (habita en estanques; de movimiento rápido)
Cercozoos	Foraminíferos	Extienden delgados seudópodos	Heterótrofa	Tienen concha de carbonato de calcio	*Globigerina*
Radiolarios		Extienden delgados seudópodos	Heterótrofa	Tienen conchas de sílice	*Actinomma*
Amebozoos	Amibas lobosas	Extienden gruesos seudópodos	Heterótrofa	Sin concha	*Amoeba* (habita comúnmente en los estanques)
	Mohos deslizantes acelulares	Una masa parecida a una babosa se escurre sobre las superficies	Heterótrofa	Forman un plasmodio multinucleado	*Physarum* (forma una gran masa de color naranja brillante)
	Mohos deslizantes celulares	Las células amiboideas extienden seudópodos; una masa semejante a una babosa se arrastra sobre las superficies	Heterótrofa	Forman un seudoplasmodio con células ameboideas individuales	*Dictyostelium* (a menudo se emplea en estudios de laboratorio)
Algas rojas		Sin motilidad	Autótrofa; fotosintética	Algunas depositan carbonato de calcio; marinas en su mayoría	*Porphyra* (se usa como alimento en Japón)
Algas verdes		Nadan con flagelos (algunas especies)	Autótrofa; fotosintética	Parientes más cercanos de las plantas terrestres	*Ulva* (lechuga de mar)

La mayoría de los protistas son unicelulares

Casi todos los protistas son unicelulares y son invisibles para nosotros en nuestra vida cotidiana. Si de alguna manera pudiéramos volvernos diminutos hasta alcanzar su escala microscópica, nos quedaríamos impresionados por sus hermosas y espectaculares formas, sus diversos estilos de su vida activa, los asombrosos medios en que se reproducen y las innovaciones estructurales y fisiológicas que resultan posibles dentro de los límites de una célula única. Sin embargo, en realidad, por su diminuto tamaño es todo un reto tratar de observarlos. Para apreciar la majestuosidad de los protistas se necesita un microscopio y una buena dosis de paciencia.

Aunque casi todos los protistas son unicelulares, algunos se pueden observar a simple vista y pocos son verdaderamente grandes. Algunos de estos últimos forman colonias de individuos unicelulares, mientras que otros son organismos multicelulares.

Los protistas presentan diversas formas de nutrición

En los protistas se presentan tres formas principales de nutrición. Algunos son capaces de ingerir su alimento, otros absorben nutrimentos del entorno, y otros más captan la energía solar directamente para realizar la fotosíntesis.

Los protistas que ingieren su alimento, por lo general son depredadores. Los protistas unicelulares depredadores tienen membranas celulares flexibles que pueden cambiar de forma para rodear y atrapar bacterias y alimentarse de ellas. Los protistas que se alimentan de esa manera comúnmente utilizan prolongaciones en forma de dedos llamados **seudópodos** (**FIGURA 20-1**) para atrapar a su presa. Otros protistas depredadores emplean cilios para generar pequeñas corrientes que dirigen las partículas de alimento hacia las aberturas en forma de boca que poseen. Cualquiera que sea el medio que utilicen para alimentarse, una vez que el alimento está en el interior de la célula del protista se almacena comúnmente en una *vacuola alimentaria* rodeada por una membrana, para digerirlo después.

Los protistas que absorben los nutrimentos directamente del ambiente pueden vivir en libertad o dentro del cuerpo de otros organismos; aquellos que viven libremente lo hacen en el suelo o en ambientes que contengan materia orgánica muerta, donde realizan una función de descomposición. Sin embargo, muchos de los que se alimentan por absorción viven dentro de otros organismos. En la mayoría de los casos, estos protistas son parásitos cuya actividad para alimentarse causa daños a las especies huéspedes.

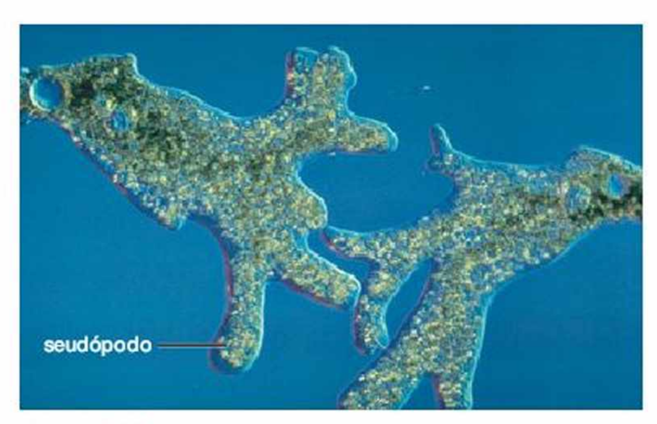


FIGURA 20-1 Seudópodos
Algunos protistas unicelulares pueden extender sus protuberancias para atrapar su alimento o desplazarse.

Los protistas fotosintéticos abundan en los océanos, lagos y estanques. La mayor parte de ellos flotan libres en el agua, pero algunos viven en estrecha asociación con otros organismos, como corales o almejas. Parece que estas asociaciones son benéficas para ambos: el organismo huésped utiliza cierta cantidad de la energía solar captada por los protistas fotosintéticos, al tiempo que brinda refugio y protección a los protistas.

La fotosíntesis de los protistas tiene lugar en los organelos llamados *cloroplastos*. De acuerdo con lo que se explicó en el capítulo 17, los cloroplastos son los descendientes de las bacterias fotosintéticas primitivas que se instalaron dentro de una célula más grande en un proceso conocido como *endosimbiosis*. Además del caso original de endosimbiosis, que dio por resultado el primer cloroplasto, hubo diferentes acontecimientos posteriores de *endosimbiosis secundarias* en las cuales un protista no fotosintético fagocitaba un protista fotosintético que contenía un cloroplasto. Finalmente, desapareció la mayor parte de los componentes de las especies fagocitadas, dejando sólo un cloroplasto rodeado por cuatro membranas: dos del cloroplasto derivado de la bacteria original, una del protista fagocitado y otra de la vacuola alimentaria que originalmente contenía el protista fagocitado. Múltiples acontecimientos de endosimbiosis secundarias son responsables de la presencia de especies fotosintéticas en diversos grupos de protistas no emparentados.

Anteriormente las clasificaciones de protistas agrupaban a las especies de acuerdo con su modo de nutrición, pero ahora que se comprende mejor la historia evolutiva de los protistas, se reconoce que las antiguas categorías no reflejaban con exactitud la filogenia. No obstante, los biólogos todavía emplean la terminología que se refiere a los grupos de protistas que comparten características particulares, pero que no necesariamente están emparentados. Por ejemplo, los protistas fotosintéticos se conocen en conjunto como **algas**, y los protistas unicelulares no fotosintéticos se conocen colectivamente como **protozoarios**.

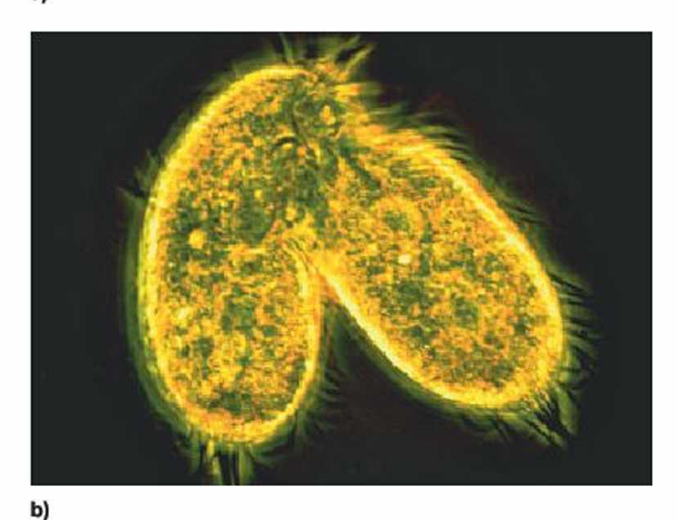
Los protistas emplean diversas formas de reproducción

En los procariotas, la reproducción es estrictamente asexual; es decir, un individuo se divide para producir dos individuos que son genéticamente idénticos a la célula progenitora. En la mayor parte de los protistas la reproducción es asexual, creando nuevos individuos por división celular mitótica (**FIGURA 20-2a**). Sin embargo, muchos protistas también son capaces de reproducirse sexualmente; en esta modalidad dos individuos aportan material genético a su descendiente que es genéticamente diferente de cualquiera de los progenitores. La presencia de la reproducción sexual en los protistas, pero no en los procariotas, sugiere que el sexo surgió primero en los eucariotas cierto tiempo después de la separación evolutiva entre los dominios de Eukarya y los de Bacteria y Archaea.

Pese a que muchas especies de protistas son capaces de reproducirse sexualmente, la mayor parte de la reproducción es asexual. La reproducción sexual tiene lugar sólo rara vez, en un momento particular del año o en ciertas circunstancias, como en un ambiente abarrotado o cuando el alimento escasea. Los detalles de la reproducción sexual y los ciclos vitales



a)



b)

FIGURA 20-2 Reproducción de los protistas e intercambio de material genético

a) El ciliado *Paramecium* se reproduce asexualmente por división celular. **b)** El ciliado *Euplotes* intercambia material genético a través de un puente citoplásmico. PREGUNTA: ¿Qué quieren decir los biólogos cuando mencionan que el sexo y la reproducción no van juntos en la mayoría de los protistas?

resultantes varían considerablemente entre los diferentes tipos de protistas. Sin embargo, la reproducción de los protistas nunca incluye la formación y el desarrollo de un embrión, como sucede durante la reproducción de plantas y animales. Los procesos no reproductivos que combinan el material genético de individuos diferentes también son comunes entre los protistas (**FIGURA 20-2b**).

Los protistas provocan efectos importantes en los humanos

Aunque la mayoría de nosotros no vemos a los protistas durante nuestra vida cotidiana, estos seres vivos provocan efectos importantes en la vida de los seres humanos, tanto negativos como positivos. El principal efecto positivo en realidad beneficia a todos los organismos vivientes y se deriva del papel ecológico de los protistas marinos fotosintéticos. Al igual que las plantas terrestres, las algas que viven en los océanos captan la energía solar y la ponen a disposición de otros organismos del ecosistema. Así, el ser humano depende de los ecosistemas marinos para su alimentación y, a la vez, estos ecosistemas dependen de las algas. Además, en el proceso de utilizar la fotosíntesis para captar energía, las algas liberan gas oxígeno que ayuda a reabastecer la atmósfera.

En el lado negativo, muchas enfermedades humanas son causadas por los protistas parásitos. Las enfermedades ocasionadas por los protistas incluyen los padecimientos que prevalecen más en la humanidad y algunas de ellas son mortales. Los protistas también causan enfermedades en las plantas, algunas de las cuales atacan a los sembradíos que son importantes para los seres humanos. Además de provocar enfermedades, algunos protistas marinos liberan toxinas que pueden acumularse hasta alcanzar niveles dañinos en las regiones costeras.

Los siguientes apartados incluyen información acerca de los protistas en particular que son los responsables de estos efectos benéficos y perjudiciales.

20.2 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PROTISTAS?

Las comparaciones genéticas ayudan a los sistemáticos a comprender mejor la historia evolutiva de los grupos de protistas. Puesto que los sistemáticos se esfuerzan por desarrollar sistemas de clasificación que reflejen la historia evolutiva, la nueva información ha impulsado la revisión de la clasificación de los protistas. Algunas especies de protistas que se habían agrupado con anterioridad con base en el parecido físico, realmente pertenecen a linajes evolutivos independientes que divergieron muy temprano en la historia de los eucariotas. De manera inversa, se vio que algunos grupos de protistas con poco parecido físico entre sí en realidad comparten un ancestro común, y por consiguiente, se clasificaron juntos en los nuevos reinos. Sin embargo, el proceso de revisar la clasificación de los protistas dista mucho de estar completo. Así, nuestra comprensión del árbol familiar eucariótico todavía se encuentra “en construcción”; muchas de las ramas están en su sitio, pero otras están en espera de la nueva información que permita a los sistemáticos colocarlas junto con sus parientes evolutivos más cercanos.

En los siguientes apartados estudiaremos algunos ejemplos de la diversidad de los protistas.

Los excavados carecen de mitocondrias

Los **excavados** recibieron ese nombre porque tienen una ranura de alimentación que les da una apariencia de haber sido “excavados” de la superficie celular. Estos organismos carecen de mitocondrias. Es probable que sus ancestros sí hayan tenido mitocondrias, pero tal vez perdieron tales organelos en forma temprana en la historia evolutiva del grupo. Los dos grupos más grandes de excavados son las diplomónadas y los parabasálidos.

Las diplomónadas poseen dos núcleos

Las células individuales de las **diplomónadas** tienen dos núcleos y se desplazan por medio de múltiples flagelos. Un parásito diplomónada, la *Giardia*, se ha convertido en un verdadero problema en Estados Unidos, en particular para



FIGURA 20-3 La *Giardia*: un peligro para los excursionistas
Una diplomónada (género *Giardia*) capaz de infectar al agua potable y de provocar trastornos gastrointestinales se muestra aquí en el intestino delgado de un humano.

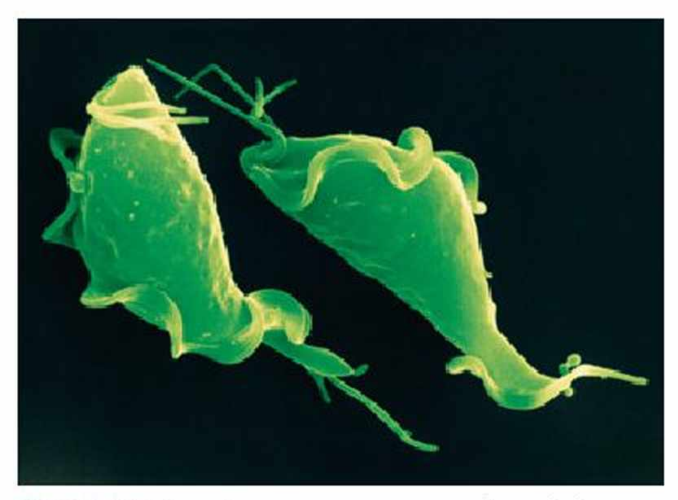


FIGURA 20-4 Las tricomonas causan una enfermedad que se transmite sexualmente
El parabasálido *Trichomona vaginalis* infecta los tractos urinario y reproductor del hombre y de la mujer. Sin embargo, la mujer es más propensa a experimentar síntomas desagradables.

los excursionistas que beben agua que baja de las montañas y que aparentemente no está contaminada. Los *quistes* (estructuras resistentes que encierran al organismo durante una fase de su ciclo vital) de estos parásitos se liberan en las heces fecales de los humanos, perros u otros animales infectados; un solo gramo de heces puede contener 300 millones de quistes. Una vez que salen del organismo animal, los quistes entran a las corrientes de agua dulce y a los depósitos de agua comunitarios. Si un mamífero bebe agua contaminada, en su intestino delgado se desarrollan los quistes hasta llegar a su forma adulta (FIGURA 20-3). En los humanos, las infecciones provocan diarrea severa, deshidratación, náusea, vómito y dolores punzantes. Por fortuna, estas infecciones se curan con fármacos, y las defunciones causadas por la *Giardia* no son comunes.

Los parabasálidos incluyen mutualistas y parásitos

Todos los **parabasálidos** conocidos viven dentro de animales. Por ejemplo, este grupo incluye varias especies que habitan en el aparato digestivo de algunas termitas que se alimentan de madera; aunque las termitas son incapaces de digerir la madera, los parabasálidos sí pueden. Así, los insectos y los protistas se benefician mutuamente con esta relación. Las termitas proveen alimento a los parabasálidos en sus intestinos y a medida que los parabasálidos digieren el alimento, cierta cantidad de energía y de nutrimentos liberados quedan disponibles para las termitas.

En otros casos, el animal huésped no se beneficia con la presencia de los parabasálidos, sino que resulta dañado. Por ejemplo, en los seres humanos el parabasálido *Trychomona vaginalis* causa la enfermedad llamada tricomoniasis (FIGURA 20-4), que se transmite sexualmente. Las *tricomonas* habitan en las capas mucosas de los tractos urinario y reproductor y emplean sus flagelos para desplazarse por ellos. Cuando las condiciones son favorables, la población de *tricomonas* se reproduce rápidamente. Las mujeres infectadas experimentan síntomas desagradables, como flujo y comezón vaginal. Los hombres infectados, por lo general, no presentan síntomas, pero pueden transmitir la infección a su pareja sexual.

Los euglenozoos tienen mitocondrias características

En la mayor parte de los **euglenozoos**, los dobleces de la membrana interior de las mitocondrias celulares tienen una forma característica que bajo el microscopio se asemeja a una pila de discos. Dos grupos principales de euglenozoos son los euglénidos y los kinetoplástidos.

Los euglénidos carecen de cubierta rígida y nadan por medio de flagelos

Los **euglénidos** son protistas unicelulares que viven principalmente en agua dulce y su nombre se debe al ejemplar más representativo del grupo, la *Euglena* (FIGURA 20-5), un organismo unicelular complejo que se desplaza por el agua moviendo sus flagelos. Muchos euglénidos son fotosintéticos, pero otras especies absorben el alimento. Los euglénidos

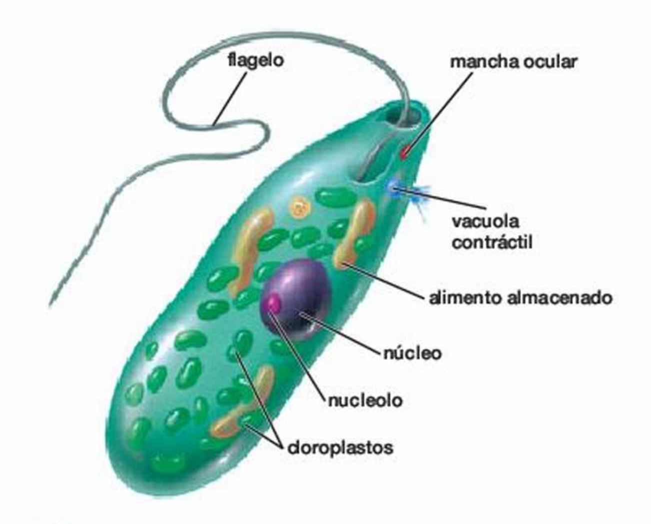


FIGURA 20-5 *Euglena*, un euglénido representativo
La compleja célula única de la *Euglena* está repleta de cloroplastos verdes, los cuales desaparecen si se mantiene al protista en la oscuridad.

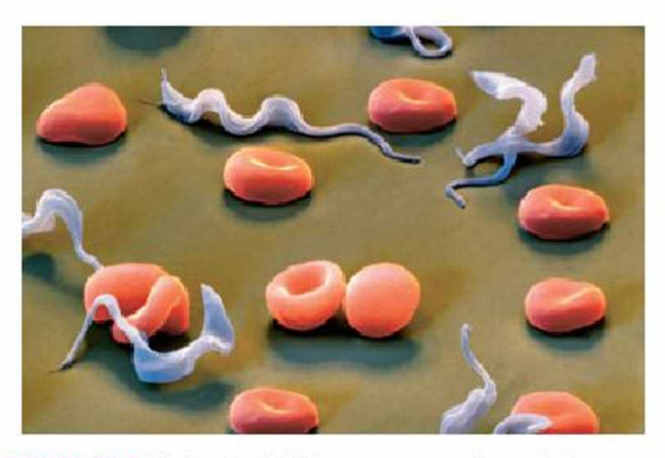


FIGURA 20-6 Un kinetoplástido que causa enfermedad
Esta fotomicrografía muestra la sangre humana infestada en alto grado con el kinetoplástido parásito con forma de sacacorchos, el *Trypanosoma*, el cual causa la enfermedad africana del sueño. Observa que el *Trypanosoma* es más grande que los glóbulos rojos.

carecen de una cubierta rígida,así que algunos se desplazan retorciéndose y batiendo sus flagelos. Algunos también poseen organelos sensibles a la luz que consisten en un fotorreceptor, llamado *mancha ocular,* y una mancha adyacente de pigmento. El pigmento brinda sombra al fotorreceptor sólo cuando la luz incide en ciertas direcciones, lo que permite al organismo determinar la dirección de la fuente lumínica. Al usar esta información del fotorreceptor, el flagelo impulsa al protista hacia los niveles adecuados de luz para llevar a cabo la fotosíntesis.

Algunos kinetoplástidos causan enfermedades en los humanos

El DNA de las mitocondrias de los **kinetoplástidos** se encuentra en estructuras características llamadas kinetoplastos. Casi todos los kinetoplástidos poseen, al menos, un flagelo que sirve para impulsar al organismo, detectar el ambiente o atrapar el alimento. Algunos viven en libertad y habitan en el suelo o en el agua; otros viven dentro de otros organismos estableciendo una relación parasitaria, o bien, mutuamente benéfica. Un kinetoplástido parásito peligroso es del género *Trypanosoma* que causa la enfermedad africana del sueño, una enfermedad potencialmente mortal (FIGURA 20-6). Al igual que muchos parásitos, este organismo tiene un ciclo vital complejo, parte del cual transcurre dentro de la mosca tsetsé. Al alimentarse con la sangre de un mamífero, la mosca le transmite el tripanosoma. Entonces, el parásito se desarrolla en el nuevo huésped (el cual puede ser un humano) al entrar en el torrente sanguíneo. Después, si otra mosca tsetsé pica al huésped ingerirá al parásito y así se inicia un nuevo ciclo de infección.

Los stramenopiles incluyen organismos fotosintéticos y no fotosintéticos

Los **stramenopiles** (conocidos también como *cromistas*) forman un grupo cuyos antepasados en común se descubrieron por medio de la comparación genética. Algunos sistemáticos designaron a este grupo como reino. Todos los miembros de este grupo tienen proyecciones finas, semejantes a un cabello, en sus flagelos (aunque en muchos stramenopiles, los flagelos se presentan sólo en ciertas etapas del ciclo vital). Sin embargo, a pesar de su historia evolutiva compartida, los stramenopiles muestran una amplia variedad de formas. Algunos son fotosintéticos y otros no; la mayoría de ellos son unicelulares, pero algunos son multicelulares. Los tres grupos principales de estos organismos son los mohos acuáticos, las diatomeas y las algas pardas.

Los mohos acuáticos han tenido una influencia importante en los seres humanos

Los **mohos acuáticos** u *oomicetos*, forman un pequeño grupo de protistas, muchos de los cuales tienen la forma de filamentos largos que, en conjunto, parecen mechones de algodón. La superficie de estos mechones es parecida a las estructuras producidas por algunos hongos, pero este parecido se debe a la evolución convergente (véase el capítulo 14) y no a que tengan antepasados en común. Muchos mohos acuáticos efectúan una labor de descomposición y viven en el agua y en los suelos húmedos. Algunas especies ejercen un profundo efecto económico en los seres humanos. Por ejemplo, un moho acuático causa la enfermedad de las uvas, conocida como *mildiú velloso* (FIGURA 20-7). Su introducción involuntaria en Francia desde Estados Unidos a finales de la década de 1870, casi extinguió la industria vinícola francesa. Otro oomiceto ha destruido millones de árboles de aguacate en California; otro más es el causante del *tizón tardío,* una enfermedad devastadora de la papa. Cuando se introdujo accidentalmente en Irlanda alrededor de 1845, este protista destruyó casi la totalidad de las cosechas de papa, causando una devastadora hambruna durante la cual un millón de irlandeses murieron de hambre y muchos más emigraron a Estados Unidos.

Las diatomeas se encierran dentro de paredes vítreas

Las **diatomeas** son organismos fotosintéticos que se encuentran tanto en aguas dulces como saladas y que elaboran sus conchas protectoras a base de *sílice* (vidrio), algunas de excepcional belleza (FIGURA 20-8). Estas conchas constan de dos mitades, una superior y otra inferior que se acoplan como una caja de pastillas o una caja de Petri. La acumulación de paredes vítreas de las diatomeas durante millones de años ha producido depósitos fósiles de "tierra de diatomeas", que llegan a tener cientos de metros de espesor. Esta sustancia suavemente abrasiva se utiliza en la elaboración de diversos productos, como dentífricos y pulidores de metales.



FIGURA 20-7 Un moho acuático parásito
El mildiú velloso, una enfermedad de las plantas causada por el moho acuático *Plasmopara*, casi extinguió la industria vinícola de Francia en la década de 1870. PREGUNTA: Aunque los mohos acuáticos son stramenopiles, se parecen a los hongos y funcionan de forma similar a éstos. ¿A qué se debe esta semejanza?

Las diatomeas forman parte del **fitoplancton**, el conjunto de organismos fotosintéticos unicelulares que flotan pasivamente en las capas superiores de los lagos y océanos de la Tierra. El fitoplancton desempeña un papel ecológico sumamente importante. Por ejemplo, el fitoplancton marino es el responsable casi del 70 por ciento de toda la actividad fotosintética sobre la Tierra; absorbe el dióxido de carbono, recarga la atmósfera con oxígeno y sostiene la compleja red de vida acuática. Las diatomeas, como componentes clave del fitoplancton, son tan importantes para las provisiones del alimento marino que a menudo se les llama la "pastura del mar".

Las algas pardas predominan en las aguas costeras templadas

Aunque la mayor parte de los protistas fotosintéticos —como las diatomeas— son unicelulares, algunos forman conglomerados multicelulares conocidos comúnmente como *algas marinas.* Aunque las algas marinas se parecen a las plantas, no están estrechamente emparentadas con ellas y carecen de las características distintivas del reino vegetal. Por ejemplo, ninguna de las algas marinas presenta raíces o retoños, y ninguna forma embriones durante la reproducción.

Los cromistas incluyen un grupo de algas marinas, las algas pardas o feofitas, que recibieron ese nombre por sus pigmentos de color amarillo-pardo (en combinación con la clorofila verde), los cuales generan tonos que van del café al verde olivo y aumentan la capacidad del alga para captar la luz.

Casi todas las algas pardas son marinas. El grupo incluye las especies dominantes de algas marinas que habitan a lo largo de las costas rocosas de los océanos de agua templada del mundo, incluidas las costas orientales y occidentales de Estados Unidos. Las algas pardas viven en hábitat que van de las regiones cercanas a las costas, donde se afianzan a las rocas que quedan visibles cuando baja la marea, a regiones mar adentro. Varias especies usan vejigas llenas de gas para sostener su cuerpo (**FIGURA 20-9a**). Algunos de los quelpos gigantes que se encuentran a lo largo del litoral del Pacífico alcanzan alturas hasta de 100 metros, y pueden crecer más de 15 centímetros en un solo día. Con su denso crecimiento y gran altura (**FIGURA 20-9b**), los quelpos forman bosques submarinos que brindan alimento, refugio y zonas de apareamiento para los animales marinos.



FIGURA 20-8 Algunas diatomeas representativas
Esta fotomicrografía ilustra la intrincada belleza microscópica y la variedad de las paredes vítreas de las diatomeas.

Los alveolados incluyen parásitos, depredadores y fitoplancton

Los **alveolados** son organismos unicelulares que poseen pequeñas cavidades características debajo de la superficie de sus células. Al igual que los stramenopiles, los alveolados constituyen un linaje que tal vez más adelante adquiera la categoría de reino. Asimismo, a semejanza de los stramenopiles, el vínculo evolutivo entre los alveolados quedó oculto tras la variedad



a)



b)

FIGURA 20-9 Las algas pardas o feofitas son protistas multicelulares
a) El género *Fucus,* que habita cerca de las costas, se muestra aquí expuesto en momentos de marea baja. Observa las vejigas llenas de gas que les permiten flotar en el agua. ***b)*** El quelpo gigante *Macrocystis* forma bosques submarinos cerca de la costa sur de California.

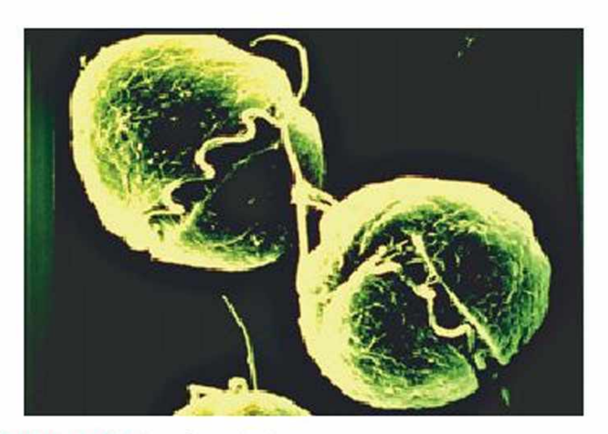


FIGURA 20-10 Dinoflagelados
Dos dinoflagelados cubiertos con su armadura protectora de celulosa. En cada uno se observa un flagelo dentro de un surco que circunda el cuerpo.



FIGURA 20-11 La marea roja
La elevada tasa de reproducción de ciertos dinoflagelados, en las condiciones ambientales idóneas, genera concentraciones tan altas que sus cuerpos microscópicos tiñen de color rojo o café el agua del mar.

de estructuras y modos de vida de los miembros del grupo, pero salió a la luz por medio de las comparaciones moleculares. Algunos alveolados son fotosintéticos, otros son parásitos y algunos más son depredadores. Los grupos de alveolados principales son los dinoflagelados, los aplicomplexa y los ciliados.

Los dinoflagelados nadan por medio de dos flagelos semejantes a látigos

Aunque la mayoría de los **dinoflagelados** son fotosintéticos, hay algunas especies que no lo son. Los dinoflagelados deben su nombre al movimiento que crean sus dos flagelos semejantes a látigos (*dino* significa "remolino" en griego). Un flagelo circunda a la célula y el otro se proyecta detrás de ella. Algunos dinoflagelados están cubiertos sólo por una membrana celular; otros tienen paredes de celulosa que semejan un blindaje (FIGURA 20-10). Aunque algunas especies habitan en agua dulce, los dinoflagelados abundan especialmente en el océano, donde son un importante componente del fitoplancton y una fuente de alimento para organismos más grandes. Muchos dinoflagelados son bioluminiscentes, es decir, producen una brillante luz verde-azulada cuando se les molesta. Los dinoflagelados especializados viven dentro de los tejidos de corales, en el interior de algunas almejas y en otros protistas; se encargan de proveer nutrimentos derivados de la fotosíntesis al huésped y de eliminar el dióxido de carbono. Los corales que forman arrecifes habitan solamente en aguas poco profundas y bien iluminadas, en donde pueden sobrevivir los dinoflagelados que se incrustan en ellos.

Cuando el agua es tibia y rica en nutrimentos se genera un crecimiento vertiginoso de las poblaciones de dinoflagelados, los cuales llegan a ser tan numerosos que el agua se tiñe de rojo a causa del color de sus cuerpos, causando la llamada "marea roja" (FIGURA 20-11). Durante la marea roja, los peces mueren por miles, asfixiados por la obstrucción de sus branquias o por el agotamiento del oxígeno que resulta de la descomposición de miles de millones de dinoflagelados. Un tipo de dinoflagelado, el *Pfisteria,* secreta sustancias químicas que deshacen la carne de los peces para luego comérselos. Pero el crecimiento de las poblaciones de dinoflagelados beneficia a ostras, mejillones y almejas, que se dan un verdadero banquete al filtrar millones de protistas del agua y engullirlos. Sin embargo, durante ese proceso sus cuerpos acumulan concentraciones de un veneno que ataca al sistema nervioso y que es producido por los dinoflagelados. Los seres humanos que comen estos moluscos pueden sufrir una intoxicación por envenenamiento, que resulta paralizante y mortal.

Los aplicomplexa son parásitos y carecen de medios de locomoción

Todos los **apicomplexa** (algunas veces conocidos como *esporozoarios*) son parásitos que habitan dentro de los cuerpos de sus huéspedes y algunas veces en el interior de las células de éstos. Forman esporas infecciosas, que son estructuras resistentes transmitidas de un huésped a otro a través del alimento, del agua o por el piquete de un insecto infectado. Al llegar a adultos, los apicomplexa carecen de medios de locomoción. Muchos tienen ciclos vitales complejos, una característica común de los parásitos. Un ejemplo muy conocido es el parásito *Plasmodium*, que transmite la malaria (FIGURA 20-12). Parte de su ciclo vital se desarrolla en el estómago y después en las glándulas salivales de la hembra del mosquito *Anopheles*. Cuando este mosquito pica a un ser humano, inyecta el *Plasmodium* a la infortunada víctima. El apicomplexa se desarrolla en el hígado del huésped y luego pasa a la sangre, donde se reproduce rápidamente en los eritrocitos. La liberación de grandes cantidades de esporas, al romperse los glóbulos rojos, causa la fiebre recurrente de la malaria. Los mosquitos no infectados pueden adquirir el parásito al alimentarse con la sangre de quien padece la malaria, y diseminarlo al picar a otras personas.

Aunque el fármaco cloroquina mata al parásito de la malaria, por desgracia, las poblaciones de *Plasmodium* resistentes a este medicamento se diseminan de manera acelerada por toda África, donde prevalece esta enfermedad. Los pro-

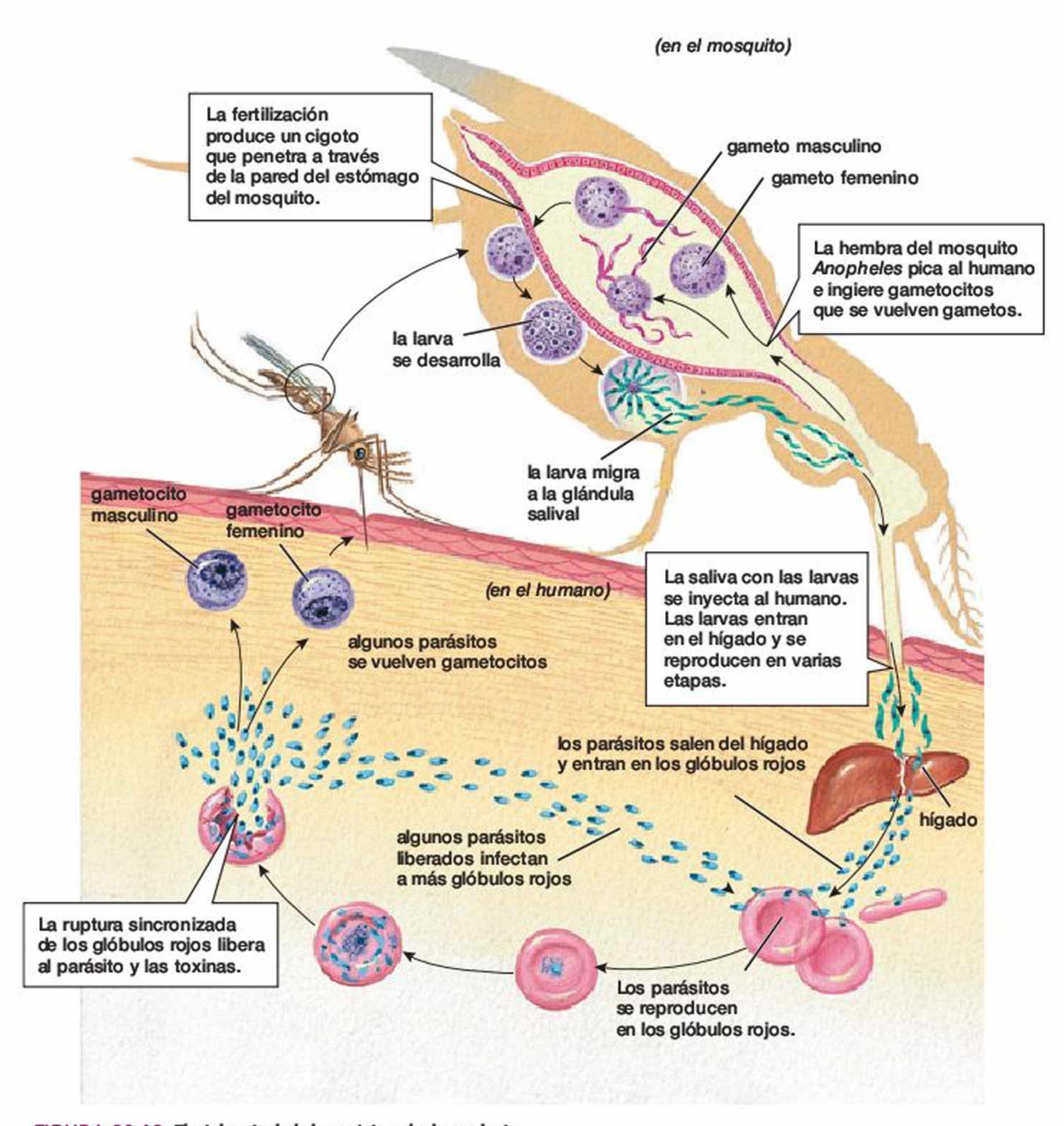


FIGURA 20-12 **El ciclo vital del parásito de la malaria**

gramas implantados para erradicar a los mosquitos han fracasado porque éstos se vuelven rápidamente resistentes a los insecticidas.

Los ciliados son los alveolados más complejos

Los **ciliados**, que habitan en aguas dulces y saladas, representan el punto culminante de la complejidad de los organismos unicelulares. Poseen muchos organelos especializados, incluidos los **cilios**, las extensiones cortas parecidas al cabello. Los cilios pueden cubrir la célula o estar en un sitio determinado. En el *Paramecium*, el género tan conocido que vive en agua dulce, hileras de cilios cubren toda la superficie de su cuerpo (**FIGURA 20-13**). El movimiento coordinado de los cilios impulsa a la célula a través del agua con una rapidez de un milímetro por segundo, todo un récord para un protista. Aunque el *Paramecium* está constituido por una célula, responde a su ambiente como si tuviera un sistema nervioso muy desarrollado. Cuando se topa con una barrera nociva, ya sea química o física, la célula inmediatamente se mueve en reversa batiendo sus cilios y luego toma una nueva dirección. Algunos ciliados, como el *Didinium*, son verdaderos depredadores (**FIGURA 20-14**).

Los cercozoos tienen seudópodos delgados y conchas complejas

Existen protistas de diferentes grupos que poseen membranas plasmáticas flexibles, las cuales pueden extenderse en cualquier dirección para formar seudópodos que les permiten desplazarse y atrapar el alimento. Los seudópodos de los **cercozoos** son delgados y semejan hilos. En la mayor parte de las especies de estos grupos, los seudópodos se prolongan a través de conchas duras. El grupo más grande de cercozoos es el de los foraminíferos.

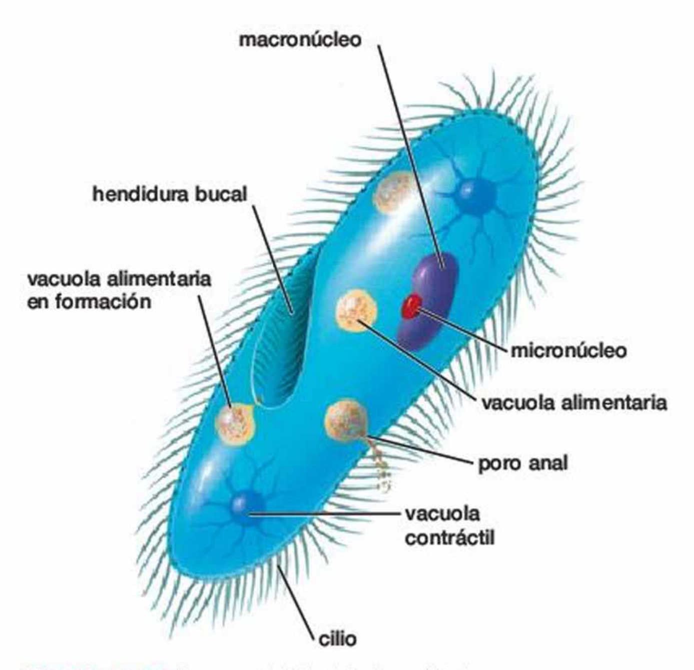


FIGURA 20-13 La complejidad de los ciliados
El ciliado *Paramecium* ilustra algunos de los organelos importantes de los ciliados. La hendidura bucal hace las veces de boca, las vacuolas alimentarias —sistemas digestivos en miniatura— se forman en uno de sus extremos, y los desperdicios se expelen por exocitosis a través del poro anal. Las vacuolas contráctiles regulan la cantidad de agua en el interior.



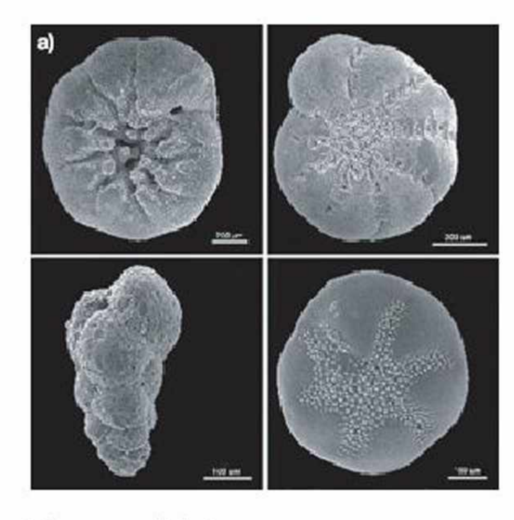
FIGURA 20-14 Un depredador microscópico
En esta micrografía por barrido electrónico, el depredador ciliado *Didinium* ataca a un *Paramecium*. Observa que los cilios del *Didinium* forman dos bandas, mientras que el *Paramecium* tiene cilios en todo su cuerpo. Finalmente, el depredador engullirá y consumirá a su presa. Este drama microscópico bien se podría representar en la punta de un alfiler y todavía sobraría espacio.

Las conchas fósiles de los foraminíferos forman concentraciones calcáreas

Los **foraminíferos** son principalmente protistas marinos que forman hermosas conchas, las cuales están constituidas en su mayor parte por carbonato de calcio (**FIGURA 20-15a**). Estas conchas están perforadas por cientos de orificios a través de los cuales se extienden los seudópodos. Las conchas calcáreas de los foraminíferos muertos que se hundieron hasta el fondo de los océanos, acumulándose durante millones de años, formaron inmensos depósitos de caliza, como los famosos acantilados blancos de Dover, en Inglaterra.

Los radiolarios tienen conchas vítreas

Los **radiolarios** no son miembros del grupo de los cercozoos, pero forman un linaje separado que se cree estrechamente emparentado con ese grupo. Al igual que los foraminíferos, los radiolarios poseen seudópodos delgados que se prolongan a través de conchas duras. Sin embargo, las conchas de los radiolarios están formadas de sílice vítreo (**FIGURA 20-15b**). En



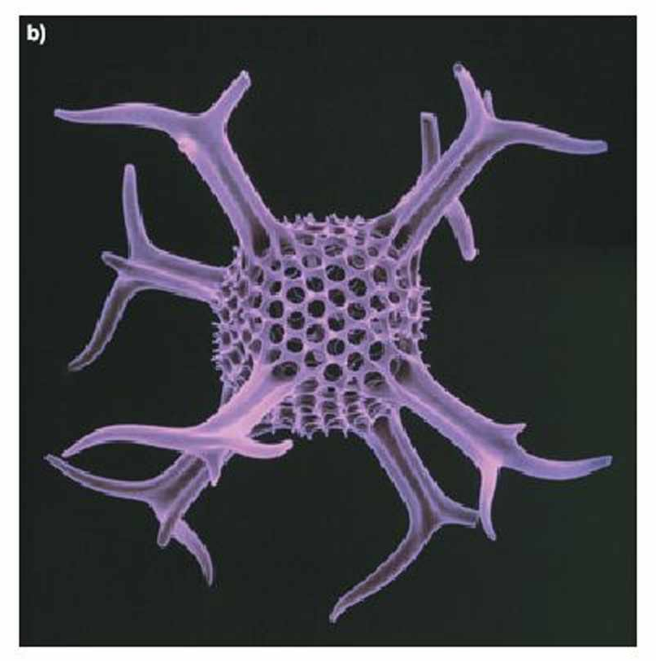


FIGURA 20-15 Foraminíferos y radiolarios
a) Las conchas calcáreas de los foraminíferos muestran numerosos compartimientos interiores. ***b)*** La delicada concha vítrea de un radiolario. Los seudópodos, que permiten detectar el ambiente y atrapar el alimento, se extienden a través de las aberturas de la concha.

algunas zonas del océano, las conchas de los radiolarios se han acumulado a lo largo del tiempo hasta formar gruesas capas de "cieno de radiolarios".

Los amebozoos habitan en ambientes acuáticos y terrestres

Los **amebozoos** se desplazan extendiendo sus seudópodos en forma de dedos, los cuales también les sirven para alimentarse. Por lo general carecen de conchas. Los grupos principales de los amebozoos son las amibas y los mohos deslizantes.

Las amibas tienen seudópodos gruesos y carecen de concha

Las **amibas**, algunas veces conocidas como *amibas lobosas* para diferenciarlas de otros protistas que tienen seudópodos, habitan comúnmente en los lagos y estanques de agua dulce (FIGURA 20-16). Muchas amibas son depredadoras que acechan a sus presas y las atrapan, pero algunas otras son parásitas. Una amiba parásita causa la disentería, una enfermedad endémica de los climas cálidos. La amiba que causa este padecimiento se multiplica en la pared intestinal, por lo que ocasiona una diarrea severa.

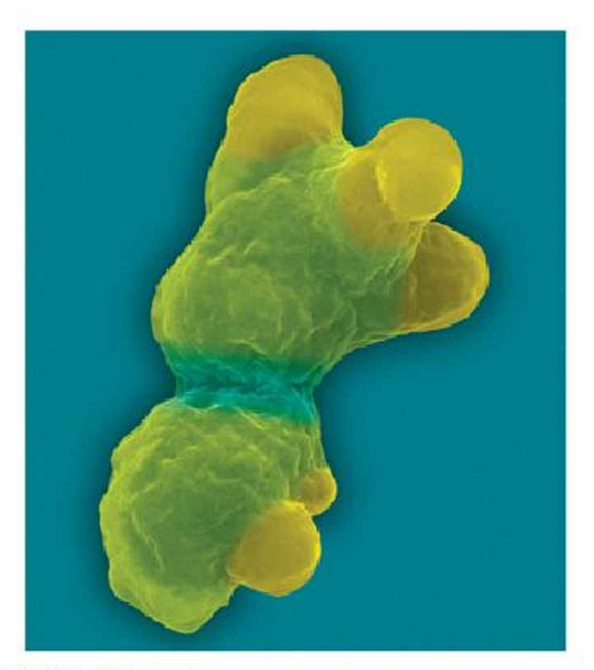


FIGURA 20-16 La amiba
Las *amibas lobosas* son depredadores activos que se desplazan por el agua para atrapar su alimento por medio de seudópodos gruesos y romos.

Los mohos deslizantes que habitan en el suelo de los bosques realizan una labor de descomposición

La forma física de los *mohos deslizantes* parece difuminar la frontera entre una colonia de diferentes individuos y un solo individuo multicelular. El ciclo vital de este moho deslizante consta de dos fases: una etapa móvil de alimentación y una etapa reproductiva estacionaria conocida como *cuerpo esporulado.* Hay dos tipos principales de mohos deslizantes: acelulares y celulares.

Los mohos deslizantes acelulares forman una masa multinucleada de citoplasma llamada plasmodio

Los **mohos deslizantes acelulares**, conocidos también como mohos deslizantes *plasmodiales*, consisten en una masa delgada de citoplasma que puede extenderse sobre varios metros cuadrados. Aunque la masa contiene miles de núcleos diploides, no están confinados en células separadas rodeadas por membranas plasmáticas, como sucede en casi todos los organismos multicelulares. Esta estructura, llamada **plasmodio**, explica por qué tales protistas se llaman "acelulares" (sin células). El plasmodio se desliza por las hojas y troncos en descomposición envolviendo alimento, como bacterias y partículas de materia orgánica. La masa puede tener un color amarillo brillante o naranja. Un plasmodio de gran tamaño resulta bastante asombroso (FIGURA 20-17a). Las condiciones de sequía o inanición estimulan al plasmodio para que forme un cuerpo esporulado dentro del cual se producen esporas haploides (FIGURA 20-17b), las cuales se dispersan y germinan en condiciones favorables para dar origen a un nuevo plasmodio.



a)



b)

FIGURA 20-17 El hongo deslizante acelular *Physarum*
a) El *Physarum* se desarrolla sobre una piedra en el suelo de un bosque húmedo. ***b)*** Cuando el alimento escasea, la masa se transforma en cuerpos esporulados negros en los que se forman las esporas.

Los mohos deslizantes celulares viven como células independientes, pero se congregan en un seudoplasmodio cuando escasea el alimento

Los **mohos deslizantes celulares** viven en el suelo como células haploides independientes que se mueven y se alimentan extendiendo sus seudópodos. En el género que mejor se ha estudiado, el *Dictyostelium*, las células individuales liberan una señal química cuando escasea el alimento. Esta señal atrae a las células cercanas para formar un conglomerado denso —una masa semejante a una babosa—, llamado **seudoplasmodio** ("plasmodio falso") porque, a diferencia de un plasmodio verdadero, consta en realidad de células individuales (FIGURA 20-18). El seudoplasmodio se comporta como un organismo multicelular. Después de arrastrarse hacia una fuente de luz, las células del conglomerado asumen papeles específicos formando un cuerpo esporulado. Las esporas haploides que se forman dentro de este cuerpo se dispersan gracias al viento y germinan directamente en individuos unicelulares.

Las algas rojas habitan principalmente en los océanos tropicales de aguas transparentes

Las algas rojas o rodófitas son multicelulares y fotosintéticas (FIGURA 20-19). El color de estos protistas va del rojo brillante hasta un tono casi negro, y deben su color a los pigmentos rojos que enmascaran su clorofila verde. Las algas rojas se encuentran casi exclusivamente en los ambientes marinos. Predominan en las aguas tropicales profundas y transparentes, donde sus pigmentos rojos absorben la penetrante luz verde-azulada y transfieren esta energía lumínica a la clorofila, donde se emplea para llevar a cabo la fotosíntesis.

Algunas especies de algas rojas depositan en sus tejidos el carbonato de calcio, el cual forma la piedra caliza, y contribuyen a la formación de arrecifes. En Asia, ciertas especies se recolectan como alimento. Las algas rojas contienen también ciertas sustancias gelatinosas de uso comercial, incluida la carragenina (que se emplea como agente estabilizador de productos como pinturas, cosméticos y helados) y el agar (un

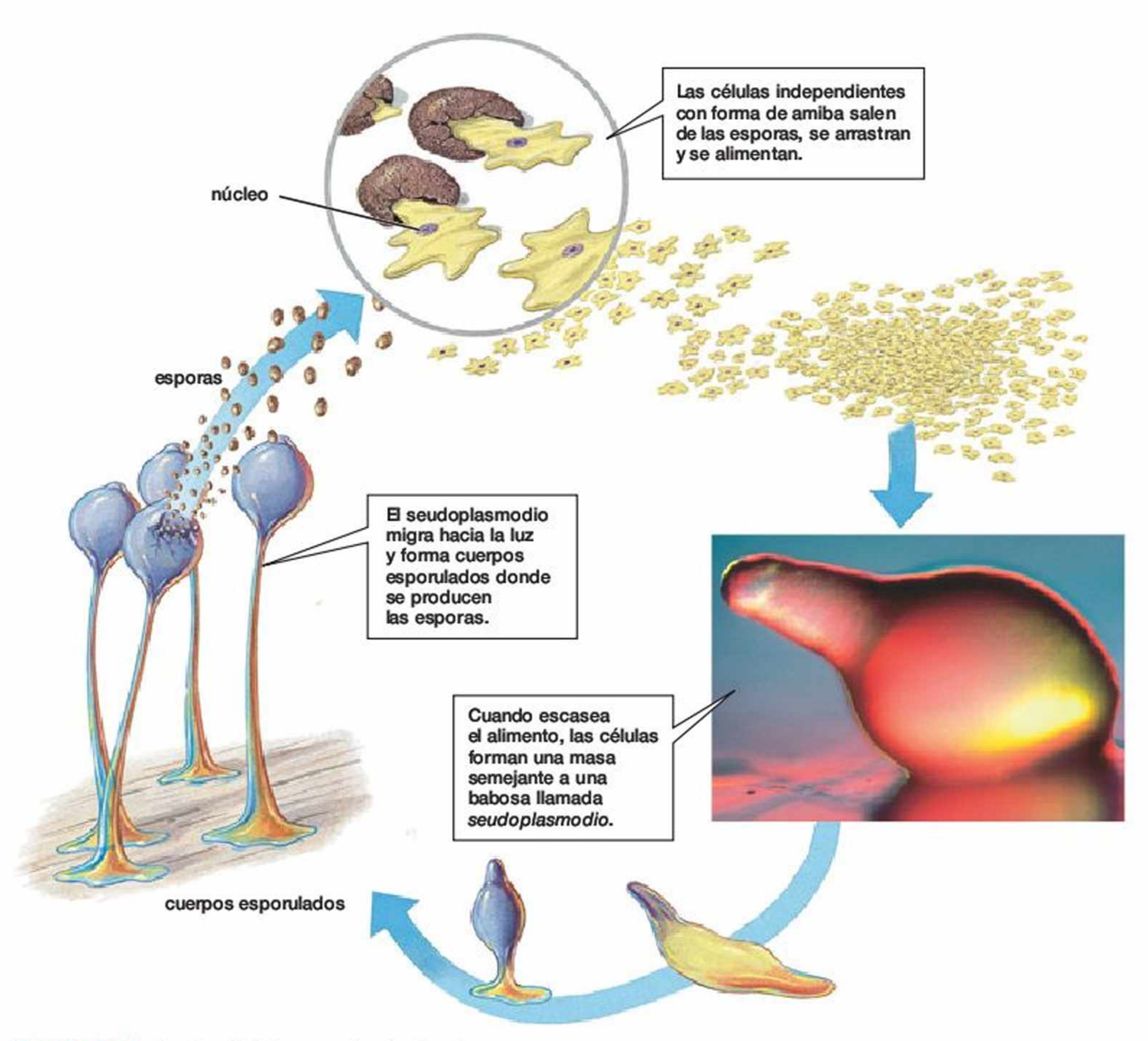


FIGURA 20-18 El ciclo vital de un moho deslizante



FIGURA 20-19 Algas rojas
Algas coralinas rojas del Océano Pacífico, cerca de las costas de California. Estas algas depositan carbonato de calcio en el interior de su cuerpo y contribuyen a la formación de arrecifes de coral en las aguas tropicales.

sustrato para cultivar colonias de bacterias en el laboratorio). Sin embargo, la importancia primordial de estas algas y algunas otras reside en su capacidad fotosintética; la energía que captan contribuye a la supervivencia de los organismos que no realizan fotosíntesis y que forman parte de los ecosistemas marinos.

La mayoría de las algas verdes habitan en estanques y lagos

Las algas verdes, un grupo grande y variado de protistas fotosintéticos, incluyen tanto especies multicelulares como unicelulares. La mayor parte de las especies habitan en los estanques y lagos de agua dulce, pero algunas viven en los mares. Algunas algas verdes, como la *Spirogyra*, forman filamentos delgados a partir de cadenas largas de células (**FIGURA 20-20a**). Otras especies de algas verdes forman colonias que contienen grupos de células, los cuales son interdependientes y que constituyen una estructura intermedia entre las formas unicelulares y multicelulares. Estas colonias pueden estar constituidas por unas cuantas células o por varios miles de ellas, como sucede en la especie *Volvox*. Casi todas las algas verdes son pequeñas, pero algunas especies marinas son de mayor tamaño. Por ejemplo, el alga verde *Ulva,* o lechuga de mar, tiene un tamaño similar al de las hojas de lechuga de tierra (**FIGURA 20-20b**).

Las algas verdes son de especial interés porque, a diferencia de otros grupos que contienen protistas multicelulares y fotosintéticos, están estrechamente emparentadas con las plantas. De hecho, las plantas y algunos tipos de algas verdes comparten un ancestro común; muchos investigadores creen que las plantas más primitivas eran parecidas a las algas verdes multicelulares de la actualidad.

a)



b)



FIGURA 20-20 Algas verdes
a) La *Spirogyra* es un alga verde filamentosa compuesta por hebras que tienen el espesor de una sola célula. **b)** *Ulva* es un alga verde multicelular que tiene la forma de una hoja.

CONEXIONES EVOLUTIVAS

Nuestros ancestros unicelulares

Algunos de los microbios actuales probablemente son bastante parecidos a las especies primitivas que dieron origen a los organismos multicelulares complejos que ahora son los habitantes más sobresalientes de la Tierra. Por ejemplo, el aspecto exterior de muchos procariotas modernos básicamente no se distingue de las células fosilizadas de hace más de 3,500 millones de años. De manera similar, el metabolismo de las actuales arqueas anaeróbicas y amantes del calor probablemente es semejante a los métodos para captar energía empleados por los primitivos habitantes de la Tierra, mucho antes de que hubiera oxígeno en la atmósfera. Asimismo, las modernas bacterias púrpura sulfurosas y las cianobacterias probablemente no son tan diferentes de los primeros organismos fotosintéticos que aparecieron hace más de 2 mil millones de años.

La vida quizá aún consistiría sólo de organismos unicelulares procarióticos si los protistas con su radical diseño eucariótico no hubieran surgido hace casi 2 mil millones de años. Como aprendiste por medio de la explicación acerca de la teoría endosimbiótica en el capítulo 17, las células eucarióticas se originaron cuando un procariota, tal vez una bacteria capaz de efectuar respiración aeróbica, se instaló en el interior de un socio, formando así la primera "mitocondria". Una fusión separada pero igualmente crucial pudo haber tenido lugar cuando una bacteria fotosintética (quizá parecida a una cianobacteria) tomó como residencia el interior de un socio que no era fotosintético, para convertirse en el primer "cloroplasto". Los cimientos de la multicelularidad se basaron en la célula eucariótica, cuya complejidad permitió la especialización de células enteras para desempeñar funciones específicas dentro de un conglomerado multicelular. Así, casi con certeza se puede afirmar que los protistas primitivos —algunos de los cuales absorbían nutrimentos del ambiente, otros los fotosintetizaban y otros más consumían el alimento en trozos— siguieron trayectorias evolutivas divergentes que condujeron a la formación de los tres reinos multicelulares (hongos, plantas y animales), que son materia de los siguientes cuatro capítulos.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO EL MONSTRUO VERDE



Caulerpa taxifolia, el alga marina que amenaza con invadir el mar Mediterráneo, es un alga verde. Esta especie y otros miembros del mismo género tienen cuerpos muy inusuales. Exteriormente parecen plantas con estructuras con forma de raíces que se adhieren al suelo marino; además, poseen otras estructuras parecidas a tallos y hojas que crecen hasta varias pulgadas de alto. A pesar de su gran parecido con las plantas, el cuerpo de la *Caulerpa* consiste en una única célula extremadamente grande. Todo el cuerpo está rodeado por una sola membrana celular continua. En su interior hay citoplasma que contiene numerosos núcleos celulares, pero no está subdividido. Es un hecho extraordinario el que una sola célula tome una forma tan compleja.

Un problema potencial con la organización unicelular de la *Caulerpa* surge cuando se daña su cuerpo, quizá por la acción de las olas o cuando un depredador le da un mordisco. Cuando la membrana celular se rompe, no hay nada que evite que todo el contenido del citoplasma se derrame, un suceso que resulta fatal. Pero la *Caulerpa* ha desarrollado un mecanismo de defensa contra esta calamidad potencial. Casi inmediatamente después de que se rompe la membrana celular, se llena de inmediato con un "tapón" que cierra la herida. Una vez que el tapón queda en el sitio correspondiente, la célula comienza a crecer y a regenerar cualquier porción perdida del cuerpo.

Esta capacidad para regenerarse es un componente clave de la habilidad de las cepas de acuario de la *Caulerpa taxifolia* para propagarse rápidamente en nuevos ambientes. Si una parte de su cuerpo se rompe y se mueve hacia una nueva ubicación, se regenera por completo. El individuo regenerado es el fundador de una nueva colonia de rápido crecimiento.

Y estas colonias que proliferan rápidamente pueden aparecer en cualquier lado del mundo. Las autoridades de muchos países se muestran preocupadas porque las cepas de acuario de la *Caulerpa* puedan invadir sus aguas costeras, transportadas inadvertidamente por los barcos que navegan por el mar Mediterráneo o liberadas por un descuido de los encargados de los acuarios. De hecho, la *Caulerpa* invasora ya no está confinada solamente al mar Mediterráneo, porque se ha encontrado en dos sitios costeros de California y cuando menos en ocho cuerpos de agua de Australia. Las autoridades locales de ambos países han intentado controlar a esta alga invasora, pero es imposible decir si sus esfuerzos tendrán éxito. La *Caulerpa taxifolia* es un adversario con muchos recursos.

Piensa en esto ¿Es importante detener la diseminación de la *Caulerpa*? Los gobiernos invierten recursos sustanciales para combatir las especies introducidas y evitar que sus poblaciones aumenten y se dispersen. ¿Cómo aconsejarías que se invirtieran esos fondos? ¿Puedes pensar en algunos argumentos en contra de no desperdiciar el tiempo y el dinero empleados para este propósito?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

20.1 ¿Qué son los protistas?

"Protista" es un término acomodaticio que se refiere a cualquier eucariota que no es planta, animal u hongo. La mayoría de los protistas son células únicas eucarióticas altamente complejas, pero algunas forman colonias y otras, como las algas marinas, son multicelulares. Los protistas muestran diversos modos de nutrición, reproducción y locomoción. Los protistas fotosintéticos forman gran parte del fitoplancton, el cual desempeña un papel ecológico clave. Algunos protistas causan enfermedades en el hombre, y otros son parásitos de los cultivos.

20.2 ¿Cuáles son los principales grupos de protistas?

Los grupos de protistas incluyen los excavados (diplomónadas y parabasálidos), euglenozoos (eugénidos y kinetoplástidos), stramenopiles (mohos acuáticos, diatomeas y algas pardas), alveolados (dinoflagelados, aplicomplexa y ciliados), cercozoos (que incluyen los foraminíferos), amebozoos (amibas y mohos deslizantes), algas rojas y algas verdes (los parientes más cercanos de las plantas).

Web tutorial 20.1 El ciclo vital del parásito que provoca la malaria

TÉRMINOS CLAVE

algas *pág. 401*
alveolados *pág. 405*
amebozoos *pág. 409*
amibas *pág. 409*
apicomplexa *pág. 406*
cercozoos *pág. 407*
ciliados *pág. 407*
cilios *pág. 407*
diatomeas *pág. 404*
dinoflagelados *pág. 406*
diplomónadas *pág. 402*
euglénidos *pág. 403*
euglenozoos *pág. 403*
excavados *pág. 402*
fitoplancton *pág. 405*
foraminíferos *pág. 408*
kinetoplástidos *pág. 404*
moho acuático *pág. 404*
moho deslizante acelular *pág. 409*
moho deslizante celular *pág. 410*
parabasálidos *pág. 403*
plasmodio *pág. 409*
protistas *pág. 400*
protozoos *pág. 401*
radiolarios *pág. 408*
seudoplasmodio *pág. 410*
seudópodos *pág. 401*
stramenopiles *pág. 404*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Menciona las principales diferencias entre procariotas y protistas.
2. ¿Qué es la endosimbiosis secundaria?
3. ¿Cuál es la importancia de los dinoflagelados en los ecosistemas marinos? ¿Qué puede suceder cuando se reproducen con rapidez?
4. ¿Cuál es el principal papel ecológico que desempeñan las algas unicelulares?
5. ¿Cuál grupo de protistas consta en su totalidad de formas parásitas?
6. ¿Cuáles grupos de protistas incluyen las algas marinas?
7. ¿Cuáles grupos de protistas incluyen las especies que emplean seudópodos?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Las investigaciones recientes han demostrado que las aguas oceánicas alejadas de las costas del sur de California se han calentado de 1 a 1.5°C durante las últimas cuatro décadas, posiblemente como resultado del efecto invernadero. Este calentamiento ha ocasionado de forma indirecta una escasez de nutrimentos en el agua y, por consiguiente, una declinación en los protistas fotosintéticos como las diatomeas. ¿Qué efectos tendrá ese calentamiento sobre la vida en los océanos?
2. La estructura interna de muchos protistas es bastante más compleja que la de las células de los organismos multicelulares. ¿Esto significa que los protistas realizan actividades más complejas que los organismos multicelulares? Si no es así, ¿por qué las células de los protistas son más complejas?
3. ¿Por qué la vida de los animales multicelulares sería imposible si no existieran los organismos procarióticos y protistas?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Amato, I. "Plankton Planet". *Discover*, agosto de 2004. Una revisión breve de los organismos que componen el fitoplancton. Incluye hermosas fotografías.

Jacobs, W. "Caulerpa". *Scientific American,* diciembre de 1994. Una descripción de la estructura y fisiología características de la *Caulerpa*, por parte de un científico que ha estudiado estos protistas durante décadas.

Raloff, J. "Taming Toxins". *Science News*, noviembre de 2002. Describe una posible nueva estrategia para combatir la marea roja y otros dinoflagelados tóxicos.

CAPÍTULO

21 La diversidad de los hongos



Estos *Armillaria* color miel forman parte de las porciones visibles de los organismos más grandes del mundo.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Hongos descomunales

21.1 ¿Cuáles son las principales características de los hongos?

El cuerpo de los hongos se compone de filamentos

Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos

Los hongos se propagan a través de esporas

La mayoría de los hongos se pueden reproducir tanto sexual como asexualmente

21.2 ¿Cuáles son los principales tipos de hongos?

Los quitridiomicetos producen esporas natatorias

Los cigomicetos se reproducen formando esporas diploides

Los ascomicetos forman esporas en una funda semejante a un saco

Los basidiomicetos producen estructuras reproductoras con forma de clava

21.3 ¿De qué manera interactúan los hongos con otras especies?

Los líquenes se componen de hongos que viven con algas o bacterias fotosintéticas

Las micorrizas son hongos asociados con las raíces de plantas

Los endófitos son hongos que viven dentro de los tallos y las hojas de las plantas

Algunos hongos son recicladores importantes

21.4 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas

Los hongos producen enfermedades humanas

Los hongos pueden producir toxinas

Muchos antibióticos se derivan de los hongos

Guardián de la Tierra: El caso de las setas que desaparecen

Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía

Conexiones evolutivas: El ingenio de los hongos: Cerdos, escopetas y lazos

Enlaces con la vida: Recolecta con cuidado

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Hongos descomunales



ESTUDIO DE CASO: HONGOS DESCOMUNALES

¿CUÁL ES EL ORGANISMO más grande sobre la Tierra? Una suposición razonable sería que se trata de la ballena azul, que llega a medir más de 30 metros de largo y a pesar 135 toneladas. Sin embargo, la ballena azul parecería pequeña comparada con el árbol General Sherman, un espécimen de secoya gigante que mide 84 metros de altura y pesa aproximadamente 6200 toneladas. Pero incluso esos dos gigantes se vuelven insignificantes junto al verdadero poseedor del récord: el hongo *Armillaria ostoyae*, también conocido como Armillaria color miel, cuyo espécimen más grande, localizado en Oregon, se extiende sobre una superficie de 9 kilómetros cuadrados (aproximadamente 3.4 millas cuadradas) y quizá pese más, incluso, que el General Sherman. A pesar de su enorme tamaño, en realidad nadie ha visto este descomunal hongo, porque la mayor parte de su cuerpo se encuentra bajo la tierra. Sus partes sobre la tierra son únicamente hongos amarillentos que brotan ocasionalmente a partir de su gigantesco cuerpo. No obstante, debajo de la superficie, el hongo se extiende a través del suelo mediante grandes estructuras filamentosas llamadas rizomorfos, los cuales se extienden hasta que encuentran las raíces del árbol sobre el cual subsiste el *Armillaria*, originando así la putrefacción de las raíces que debilitan o matan el árbol. Este proceso ofrece evidencia sobre la superficie de la existencia del *Armillaria*: el enorme espécimen de Oregon fue identificado primero por fotografías de inspección aérea para encontrar zonas boscosas donde hubiera muchos árboles muertos.

¿Cómo pueden saber los investigadores que el hongo de Oregon es realmente un solo individuo y no muchos entrelazados? Las pruebas más sólidas son de índole genética. Los investigadores recopilaron muestras de tejido del *Armillaria* en toda el área donde se creía que habitaba un solo individuo y se comparó el DNA extraído de las muestras. Todas éstas resultaron genéticamente idénticas, lo cual demostró que provenían del mismo individuo.

Quizá suene extraño que el organismo más grande del mundo hubiera pasado inadvertido hasta hace muy poco tiempo; sin embargo, por lo general la vida de los hongos se desarrolla fuera del alcance de nuestros ojos. No obstante, los hongos juegan un papel fascinante en la existencia humana. Sigue leyendo para averiguar más acerca de los poco visibles pero a menudo influyentes miembros del reino Fungi.

21.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS HONGOS?

Cuando se piensa en hongos, lo más probable es que nos vengan a la mente los champiñones o las setas. Sin embargo, la mayoría de los hongos no producen setas ni champiñones, e incluso los hongos que sí los producen, los champiñones y las setas son sólo estructuras reproductivas temporales que se extienden a partir del cuerpo principal que, por lo general, queda oculto debajo del suelo o dentro de un trozo de madera en descomposición. Así, para apreciar cabalmente el reino Fungi, debemos recurrir a los micólogos —los científicos que estudian los hongos— y ver más allá de las peculiares estructuras que encontramos en el suelo de los bosques, a la orilla de las zonas con césped o en una suculenta pizza. Un minucioso examen a los hongos revela un grupo de organismos principalmente multicelulares que juegan un papel fundamental en la urdimbre de la vida y cuyas formas de vida difieren de manera fascinante de las de plantas y animales.

El cuerpo de los hongos se compone de filamentos

El cuerpo de casi todos los hongos es un **micelio** (**FIGURA 21-1a**), que es una masa entretejida de filamentos de una célula de espesor, parecidos a hilos, llamados **hifas** (**FIGURA 21-1b, c**). Según la especie de que se trate, las hifas consisten en células individuales alargadas con diversos núcleos, o bien, están subdivididas por tabiques llamados **septos** en muchas células, cada una de las cuales tiene uno o varios núcleos. Los septos tienen poros que permiten el flujo de citoplasma entre las células para distribuir los nutrimentos. Al igual que las células vegetales, las células micóticas están envueltas en paredes celulares. A diferencia de aquéllas, sin embargo, las paredes celulares micóticas están reforzadas con *quitina*, la misma sustancia que está presente en el exoesqueleto de los artrópodos.

Los hongos no pueden desplazarse; aunque compensan la falta de movilidad con canutillos capaces de crecer rápidamente en cualquier dirección dentro de un medio idóneo. El micelio de los hongos penetra rápidamente en el pan viejo o en el queso, debajo de la corteza de los troncos en descomposición o en el suelo. Periódicamente, las hifas crecen juntas y se diferencian para formar estructuras reproductoras que se proyectan por encima de la superficie bajo la cual crece el micelio. Tales estructuras, que incluyen las setas, los bejines y los mohos polvosos de los alimentos no refrigerados representan únicamente una fracción del cuerpo completo de los hongos pero, por lo general, son la única parte del hongo que vemos con facilidad.

Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos

Al igual que los animales, los hongos sobreviven degradando nutrimentos almacenados en el cuerpo o en los desechos de otros organismos. Algunos hongos digieren el cuerpo de organismos muertos. Otros son parásitos que se alimentan a costa de organismos vivos y producen enfermedades. Otros más viven en relación mutuamente benéfica con otros organismos que les brindan alimento. Hay incluso algunos hongos depredadores que atacan a gusanos diminutos del suelo.

A diferencia de los animales, los hongos no ingieren alimento. En cambio, secretan enzimas que digieren moléculas complejas fuera de su cuerpo, y las descomponen en subunidades más pequeñas susceptibles de ser absorbidas. Los filamentos de los hongos pueden penetrar profundamente en una fuente de nutrimentos y son del grosor de una célula, por lo que tienen una área superficial enorme, a través de la cual secretan enzimas y absorben nutrimentos. Este método para obtener nutrimentos ha dado buenos servicios a los hongos. Casi cualquier material biológico puede ser consumido por al menos una especie de hongos, por lo que es muy probable que los hongos encuentren sustento nutritivo en casi cualquier hábitat terrestre.

Los hongos se propagan a través de esporas

A diferencia de las plantas y los animales, los hongos no forman embriones. En cambio, los hongos se reproducen me-

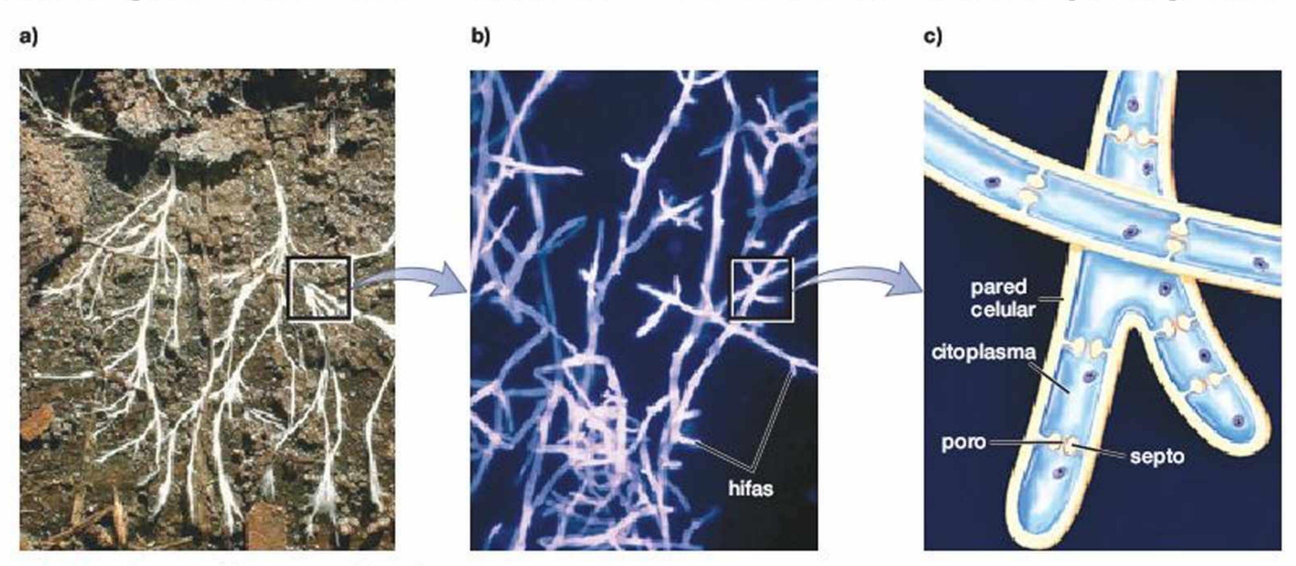


FIGURA 21-1 El cuerpo filamentoso de un hongo
a) Un micelio de hongo se extiende sobre vegetación en descomposición. El micelio se compone de ***b)*** una maraña de hifas microscópicas, de una sola célula de espesor, que se muestran en sección transversal; ***c)*** aquí se muestra su organización interna. **PREGUNTA: ¿Qué características de la estructura corporal de los hongos son adaptaciones relacionadas con esta forma de adquirir nutrimentos?**

diante pequeñísimos y ligeros paquetes reproductores llamados **esporas**, que son extraordinariamente móviles, a pesar de que en su mayoría carecen de medios de autopropulsión. Las esporas se distribuyen por todas partes montadas sobre el exterior del cuerpo de los animales, como pasajeros dentro del sistema digestivo de los animales que las ingirieron, o como vagabundos que flotan en el aire a la deriva, lanzadas por el azar o disparadas a la atmósfera mediante complejas estructuras reproductoras (FIGURA 21-2). Asimismo, las esporas suelen producirse en grandes cantidades (un solo bejín gigante puede contener 5 billones de esporas sexuales; véase la figura 21-9a). Los hongos tienen una capacidad reproductora prodigiosa y esporas de gran movilidad, lo que asegura que se encuentren en todos los ambientes terrestres, y explica el inevitable crecimiento de hongos en todo emparedado rezagado y en recipientes de comida sobrante.

La mayoría de los hongos se pueden reproducir tanto sexual como asexualmente

En general, los hongos son capaces de reproducirse tanto asexual como sexualmente. En la mayoría de los casos, la reproducción asexual es la modalidad predeterminada en condiciones estables; en tanto que la reproducción sexual se lleva a cabo principalmente en condiciones de cambio ambiental o de tensión. Por lo común, ambos tipos de reproducción implican la producción de esporas dentro de cuerpos fructíferos especiales que se proyectan por encima del micelio.

La reproducción asexual genera esporas haploides por mitosis

El cuerpo y las esporas de los hongos son haploides (contienen sólo una copia de cada cromosoma). Un micelio haploide produce esporas asexuales haploides por mitosis. Si una espora asexual se deposita en un lugar favorable, comenzará a dividirse mitóticamente y a desarrollarse hasta formar un nuevo micelio. El resultado de este sencillo ciclo reproductivo es la rápida producción de clones genéticamente idénticos al micelio original.



FIGURA 21-2 Algunos hongos expelen esporas
Un hongo estrella de tierra maduro, al ser golpeado por una gota de agua, emite una nube de esporas que se dispersarán en las corrientes de aire.

La reproducción sexual genera esporas haploides por meiosis

Se forman estructuras diploides únicamente durante un breve periodo mientras ocurre la parte sexual del ciclo de vida de los hongos. La reproducción sexual se inicia cuando un filamento de un micelio entra en contacto con un filamento de un segundo micelio, que es de un tipo de cepa diferente y compatible (los diferentes tipos de cepa de los hongos son análogos a los diferentes sexos de los animales, salvo que suele haber más de dos tipos de cepa). Si las condiciones son idóneas, las dos hifas pueden fusionarse, de tal modo que los núcleos de dos hifas distintas compartan una célula común. Esta fusión de hifas va seguida (inmediatamente en algunas especies, al cabo de cierto tiempo en otras) de la fusión de los núcleos haploides diferentes para formar un cigoto diploide. A continuación, el cigoto sufre meiosis para formar esporas sexuales haploides. Tales esporas se dispersan, germinan y se dividen por mitosis para formar nuevos micelios haploides. A diferencia de los descendientes clonados de las esporas asexuales, estos cuerpos micóticos producidos sexualmente son genéticamente distintos de ambos progenitores.

21.2 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES TIPOS DE HONGOS?

Entre los tres reinos de eucariotas pluricelulares, los hongos y los animales están más estrechamente vinculados entre sí que con las plantas. Es decir, el antepasado común de los hongos y los animales vivió más recientemente que el antepasado común de plantas, animales y hongos (véase la figura 18-6). Una persona que come ensalada de hojas de lechuga con setas está emparentada más cercanamente con la seta de lo que está con la lechuga.

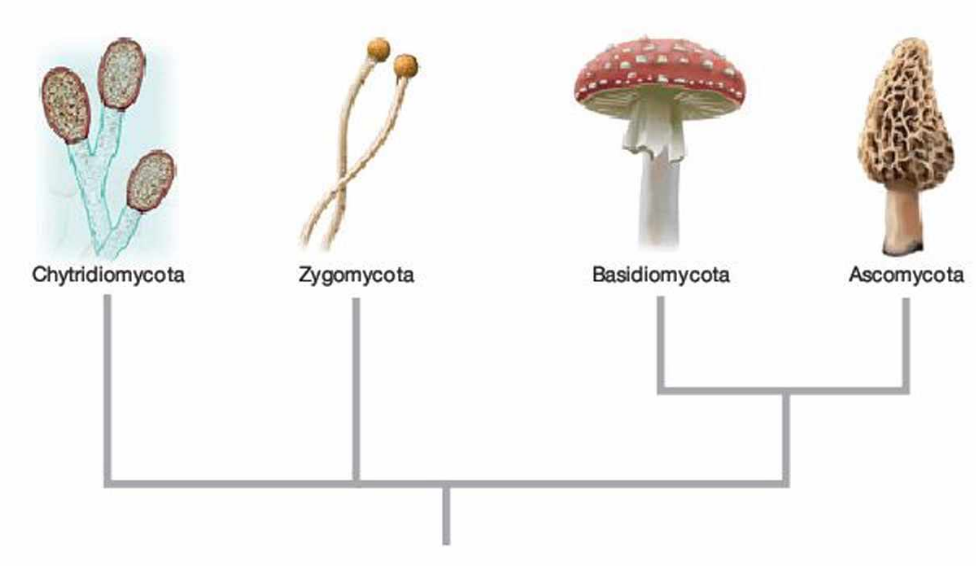
Hay mucha diversidad entre los hongos. Aunque se han descrito cerca de 100,000 especies de hongos, esta cifra representa sólo una fracción de la verdadera diversidad de tales organismos. Cada año se descubren y se describen muchas especies adicionales; los micólogos estiman que el número de especies de hongos que aún no se descubren supera con mucho un millón. Las especies de hongos se clasifican en cuatro *fila*: Chytridiomycota (quitridiomicetos), Zygomycota (cigomicetos), Ascomycota (hongos con saco) y Basidiomycota (hongos de clava) (FIGURA 21-3, tabla 21-1).

Los quitridiomicetos producen esporas natatorias

A diferencia de otros tipos de hongos, casi todos los **quitridiomicetos** viven en el agua. Además, los quitridiomicetos (FIGURA 21-4) se distinguen de otros hongos por sus esporas natatorias, que necesitan agua para dispersarse (por lo que incluso los quitridiomicetos terrestres necesitan una película de agua para reproducirse). Una espora de quitridiomiceto se impulsa a través del agua usando un único flagelo situado en un extremo de la espora. Ningún otro grupo de hongos tiene flagelos.

Las investigaciones de los sistemáticos que estudian los hongos sugieren que los quitridiomicetos constituyen un grupo antiguo que antecede a los demás grupos de hongos

FIGURA 21-3 Árbol evolutivo de los principales grupos de hongos



modernos y les dio origen. El registro de fósiles refuerza esta conclusión, pues los hongos fósiles más antiguos conocidos son quitridiomicetos hallados en rocas de más de 600 millones de años de antigüedad. Los hongos ancestrales muy bien pudieron ser similares en sus hábitos a los quitridiomicetos acuáticos y marinos de nuestros días, de manera que los hongos (como las plantas y los animales) probablemente tuvieron su origen en un medio acuoso antes de colonizar la Tierra.

Casi todas las especies de quitridiomicetos se alimentan con plantas acuáticas muertas u otros residuos en ambientes acuosos, pero algunas especies son parásitos de plantas o animales. Se piensa que uno de estos quitridiomicetos parásitos es una causa importante de la actual mortandad mundial de ranas, que amenaza a muchas especies y, al parecer, ya ha provocado la extinción de varias de ellas. Nadie sabe con exactitud por qué surgió esta enfermedad micótica como causa importante de muerte de las ranas. Una hipótesis sugiere que las poblaciones de ranas sometidas a estrés debido a la contaminación y a otros problemas ambientales podrían ser más susceptibles a las infecciones por quitridiomicetos. (Para mayor información acerca de la disminución de ranas, véase la sección "Guardián de la Tierra: Ranas en peligro" del capítulo 24).

Los cigomicetos se reproducen formando esporas diploides

Los **cigomicetos** viven, por lo general, en el suelo o en material vegetal o animal en descomposición. Entre los cigomicetos hay especies que pertenecen al género *Rhizopus*, causantes de las tan conocidas molestias por la pudrición de la fruta y el moho negro del pan. El ciclo de vida del moho negro del pan, que se reproduce tanto asexual como sexualmente, se representa en la **FIGURA 21-5**. La reproducción asexual de los cigomicetos se inicia con la formación de esporas haploides en unas estructuras negras llamadas **esporangios**. Estas esporas se dispersan en el aire y, cuando se depositan en un sustrato idóneo (como un trozo de pan, por ejemplo), germinan para formar nuevas hifas haploides.

Si dos hifas de diferentes tipos de cepa de cigomicetos entran en contacto, puede ocurrir una reproducción sexual.

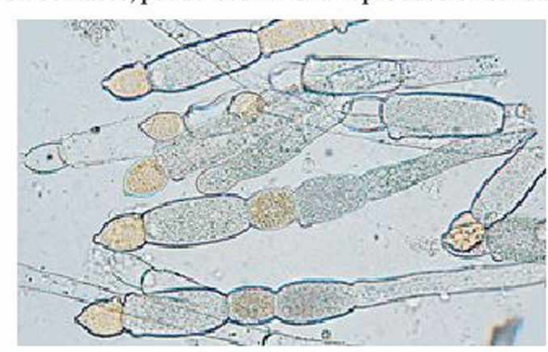


FIGURA 21-4 Filamentos de quítrido
Estos filamentos son del hongo quítrido *Allomyces* que está en plena reproducción sexual. Las estructuras anaranjadas que son visibles en muchos de los filamentos liberan gametos masculinos; las estructuras transparentes liberan gametos femeninos. Los gametos de los quitridiomicetos son flagelados, y estas estructuras reproductoras natatorias contribuyen a la dispersión de los miembros de este filum principalmente acuático.

Tabla 21-1 Principales divisiones de los hongos

Nombre común (filum)	Estructuras reproductoras	Características celulares	Repercusiones en la economía y la salud	Géneros representativos
Quitridiomicetos (Chytridiomycota)	Producen esporas flageladas diploides o haploides	No tienen septos	Contribuyen a la disminución de las poblaciones de ranas	*Batrachochytrium* (hongo patógeno de las ranas)
Cigomicetos (Zygomycota)	Producen cigosporas sexuales diploides	No tienen septos	Causan la pudrición blanda de la fruta y el moho negro del pan	*Rhizopus* (causante del moho negro del pan); *Pilobolus* (hongo del estiércol)
Hongos con saco (Ascomycota)	Forman esporas sexuales en ascas semejantes a sacos	Sí tienen septos	Forman mohos en la fruta; pueden dañar los productos textiles; producen la enfermedad del olmo holandés y la plaga del castaño; incluyen las levaduras y las morillas	*Saccharomyces* (levadura); *Ophiostoma* (causante de la enfermedad del olmo holandés)
Hongos de clava (Basidiomycota)	La reproducción sexual comprende la producción de basidiosporas haploides en basidios con forma de clava	Sí tienen septos	Producen tizones y royas en los cultivos; incluyen algunas setas comestibles	*Amanita* (seta venenosa) mushroom); *Polyporus* (hongo de repisa)



esporangios

esporas (haploides)

hifas, tipo de cepa (–) (haploide)

esporas (haploides)

esporangios

REPRODUCCIÓN ASEXUAL

esporangios

hifas, tipo de cepa (+) (haploide)

Las hifas de tipo de cepa opuesto se encuentran y se fusionan.

La cigospora germina.

REPRODUCCIÓN SEXUAL

Se lleva a cabo la meiosis cuando la cigospora germina.

Los núcleos de la célula común se fusionan.

cigospora (diploide)

haploide

diploide

FIGURA 21-5 Ciclo de vida de un cigomiceto
Arriba: Durante la reproducción asexual del moho negro del pan (género *Rhizopus*), las esporas haploides, producidas dentro de los esporangios, se dispersan y germinan en los alimentos como el pan. Abajo: Durante la reproducción sexual, las hifas de diferentes tipos de cepa (designados como + y – en el pan) se ponen en contacto y se fusionan, para producir una cigospora diploide. La cigospora sufre meiosis y germina para producir esporangios. Éstos liberan esporas haploides.

esporas haploides

las esporas germinan

Las hifas de diferente tipo de cepa se juntan y forman estructuras reproductoras.

La estructura "femenina" que contiene los núcleos agrupados se convierte en hifas que se incorporan a una estructura con forma de copa.

REPRODUCCIÓN ASEXUAL

Hifas, tipo de cepa (+) (haploides)

Fusión de núcleos; los núcleos haploides se mueven de una estructura "masculina" (–) a una estructura "femenina" (+).

Hifas, tipo de cepa (–) (haploides)

REPRODUCCIÓN SEXUAL

las esporas germinan

La asca se revienta y las esporas se dispersan.

Las puntas de algunas hifas forman ascas que contienen dos núcleos haploides.

ocho ascosporas

cuatro núcleos haploides

núcleo diploide

Núcleos por fusión de ascas.

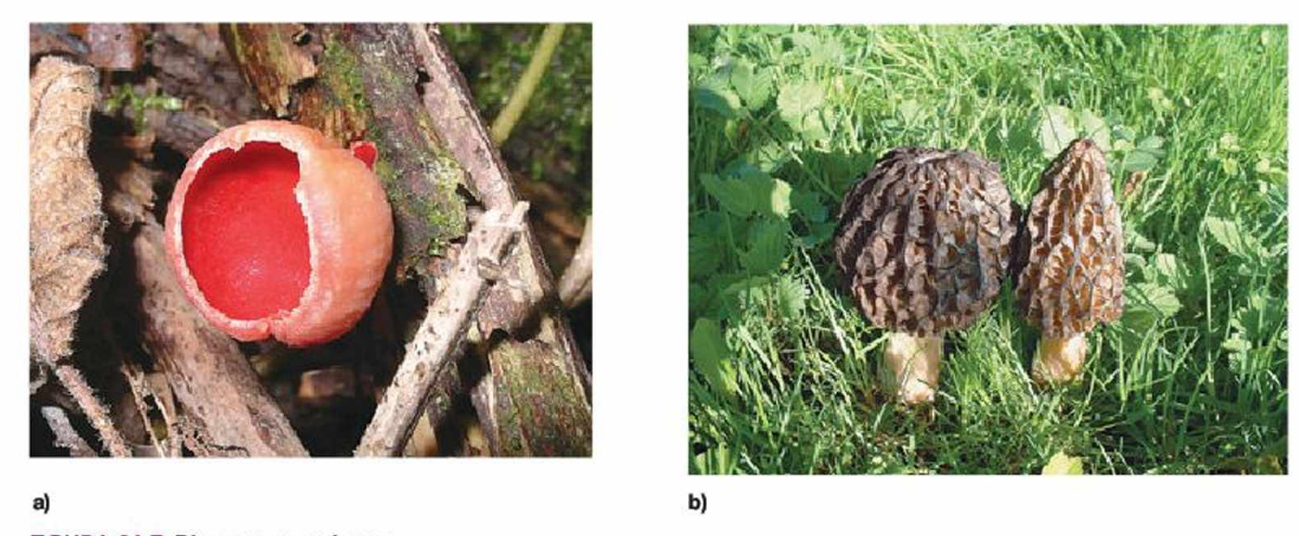
MITOSIS

MEIOSIS

haploide

diploide

FIGURA 21-6 El ciclo de vida de un ascomiceto común
Parte superior: En la reproducción asexual de los ascomicetos, hifas haploides originan estructuras de tallo que producen esporas haploides. Parte inferior: En la reproducción sexual los núcleos haploides de diferentes tipos de cepa se fusionan para formar cigotos diploides que se dividen y originan ascosporas haploides. Las ascosporas se desarrollan dentro de estructuras llamada ascas, algunas de las cuales surgen de hifas como las de la fotografía.



a) b)

FIGURA 21-7 Diversos ascomicetos
a) Cuerpo fructífero del hongo con forma de taza de sombrero escarlata. ***b)*** La morilla, un manjar comestible. (Consulta a un experto antes de degustar cualquier hongo silvestre. ¡Algunos son mortíferos!)

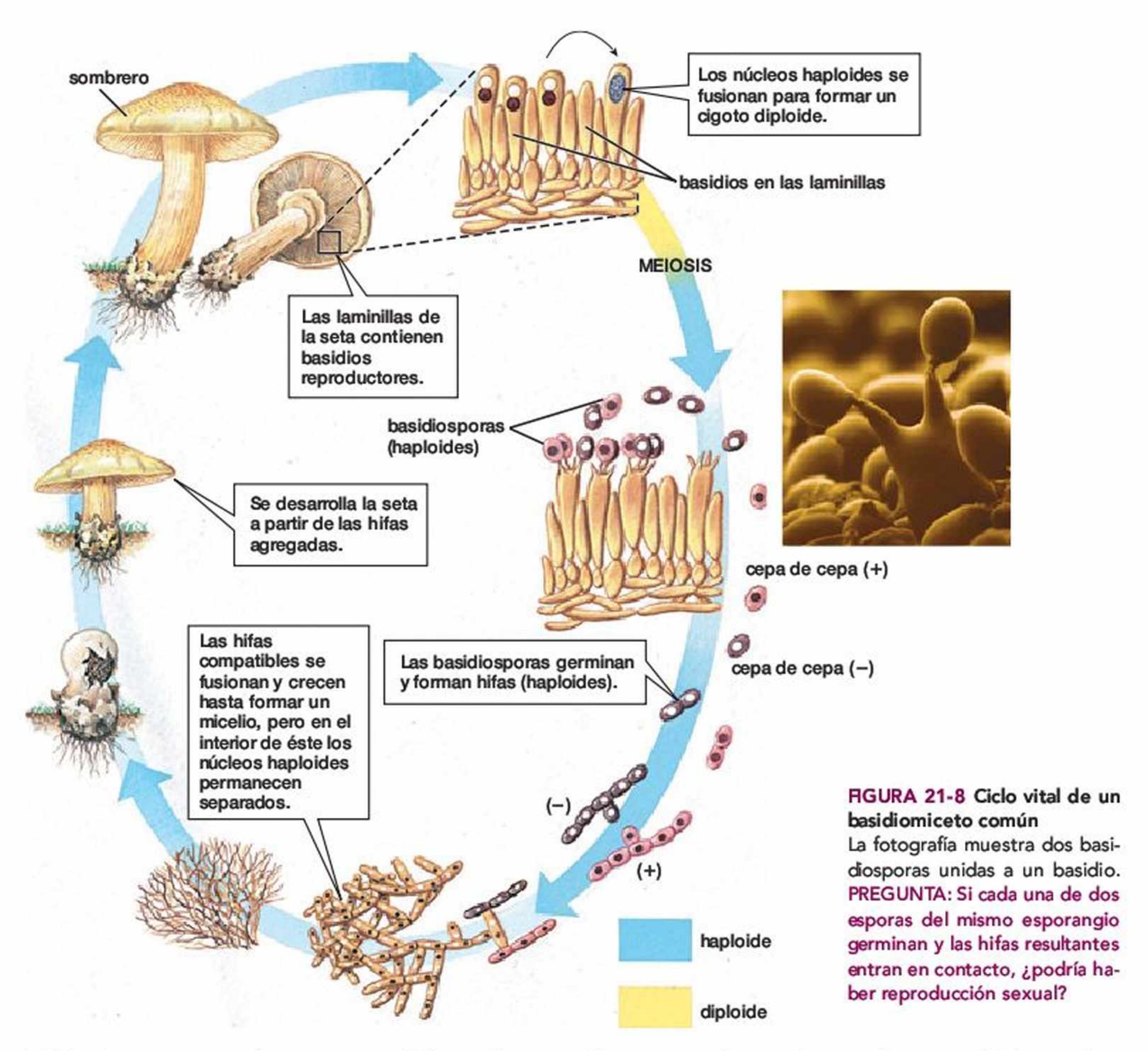


FIGURA 21-8 Ciclo vital de un basidiomiceto común
La fotografía muestra dos basidiosporas unidas a un basidio.
PREGUNTA: Si cada una de dos esporas del mismo esporangio germinan y las hifas resultantes entran en contacto, ¿podría haber reproducción sexual?

Las dos hifas "se aparean sexualmente" y sus núcleos se fusionan para producir **cigosporas** diploides: las estructuras resistentes de las que este grupo toma su nombre. Las cigosporas pueden permanecer aletargadas durante largos periodos, hasta que las condiciones ambientales sean favorables para su crecimiento. Al igual que las esporas producidas asexualmente, las cigosporas se dispersan y germinan; pero en vez de producir nuevas hifas directamente sufren meiosis. En consecuencia, forman estructuras que contienen esporas haploides, las cuales se transforman en nuevas hifas.

Los ascomicetos forman esporas en una funda semejante a un saco

Los **ascomicetos**, u **hongos con saco**, también se reproducen tanto asexual como sexualmente (**FIGURA 21-6**). Las esporas asexuales de los hongos con saco se producen en la punta de unas hifas especializadas. Durante la reproducción sexual, las esporas se producen mediante una compleja serie de acontecimientos que se inicia con la fusión de hifas de dos tipos de cepa diferentes. Esta secuencia culmina con la formación de **ascas**, unas estructuras semejantes a sacos que contienen varias esporas y dan nombre a este filum.

Algunos ascomicetos viven en la vegetación forestal en descomposición y forman ya sea hermosas estructuras reproductoras en forma de taza (**FIGURA 21-7a**) o cuerpos fructíferos corrugados parecidos a setas y que se llaman *morillas* (**FIGURA 21-7b**). Este filum incluye asimismo muchos de los mohos de colores vistosos que atacan los alimentos almacenados y destruyen la fruta, las cosechas de granos y otras plantas, además de las levaduras (algunos de los pocos hongos unicelulares) y la especie que produce penicilina, el primer antibiótico.

Los basidiomicetos producen estructuras reproductoras con forma de clava

A los **basidiomicetos** se les llama **hongos de clava**, ya que producen estructuras reproductoras en forma de clava. En general, los miembros de este filum se reproducen sexualmente (**FIGURA 21-8**): hifas de diferentes tipos de cepa se fusionan para formar filamentos, en los cuales cada célula contiene dos núcleos, uno de cada progenitor. Los núcleos mismos no se fusionan hasta que se hayan formado células diploides especializadas, con forma de clava, llamadas **basidios**. Los basidios, a la vez, dan origen a **basidiosporas** reproductoras haploides por meiosis.



a)



b)



c)

FIGURA 21-9 Diversos basidiomicetos
a) El bejín gigante *Lycopedon giganteum* puede producir hasta 5 billones de esporas. ***b)*** Los hongos de repisa, del tamaño de platos para postre, son visibles en los árboles. ***c)*** Las esporas de los falos hediondos están en el exterior del sombrero mucilaginoso que tiene un olor muy desagradable para los seres humanos, pero que atrae a las moscas, las cuales depositan sus huevecillos en el hongo y, sin proponérselo, dispersan las esporas que se adhieren a su cuerpo. **PREGUNTA: ¿Las estructuras que se muestran en estas fotografías son haploides o diploides?**

La formación de basidios y basidiosporas tiene lugar en cuerpos fructíferos especiales que conocemos como champiñones, bejines, hongos de repisa y falos hediondos (**FIGURA 21-9**). Estas estructuras reproductoras son en realidad agregados densos de hifas que emergen en condiciones idóneas de un micelio subterráneo de gran tamaño. En la cara inferior de los champiñones o setas hay unas laminillas que parecen hojas y donde se producen basidios. Las basidiosporas se liberan por miles de millones desde las laminillas de las setas o a través de aberturas de la parte superior de los bejines, y se dispersan por el viento y el agua.

Si cae en suelo fértil, una basidiospora de seta puede germinar y formar hifas haploides. Estas hifas crecen hacia afuera a partir de la espora original, siguiendo una distribución aproximadamente circular, conforme las hifas más viejas del centro mueren. Periódicamente, el cuerpo subterráneo envía hacia arriba numerosas setas, que surgen en una distribución anular conocida como anillo de hada (**FIGURA 21-10**). El diámetro del anillo de hada indica la edad aproximada del hongo: cuanto más grande sea el diámetro del anillo, más viejo será el hongo que le da origen. Se estima que algunos anillos tienen 700 años de edad. Los micelios de los basidiomicetos pueden alcanzar edades aún mayores Por ejemplo, los investigadores que descubrieron el *Armillaria* gigante en Oregon estiman que a éste le tomó al menos 2400 años crecer hasta su tamaño actual.

21.3 ¿DE QUÉ MANERA INTERACTÚAN LOS HONGOS CON OTRAS ESPECIES?

Muchos hongos viven en contacto directo con otras especies durante periodos prolongados. Tales relaciones estrechas y de largo plazo se denominan *simbióticas*. En muchos casos el hongo de una relación simbiótica es parasitario y daña a su huésped. No obstante, algunas relaciones simbióticas son mutuamente benéficas.

Los líquenes se componen de hongos que viven con algas o bacterias fotosintéticas

Los **líquenes** son asociaciones simbióticas entre hongos y algas verdes unicelulares o cianobacterias (**FIGURA 21-11**). A veces se describe a los líquenes como hongos que han aprendido jardinería, porque el hongo asociado "cuida" del alga o bacteria fotosintética asociada, brindándole abrigo y protección contra las condiciones inhóspitas. En este ambiente protegido, el organismo fotosintético de la sociedad utiliza energía solar para elaborar azúcares simples, con lo cual produce alimento para sí mismo y también cierto excedente que es consumido por el hongo. De hecho, parece ser que a menudo el hongo consume la mayor parte del producto fotosintético (hasta un 90 por ciento en el caso de ciertas especies), lo cual ha llevado a algunos investigadores a concluir que la relación simbiótica en los líquenes es mucho más unilateral de lo que habitualmente se piensa. Esta opinión se ha visto refor-



FIGURA 21-10 Anillo de hada de setas
Las setas surgen de un micelio micótico subterráneo y forman un anillo de hada, que crece hacia afuera a partir de un punto central donde germinó una sola espora, tal vez siglos antes.

zada por el descubrimiento de que, en los líquenes que incluyen algas simbiontes, las hifas micóticas penetran efectivamente las paredes celulares de las algas, de forma muy semejante a las hifas de los hongos que parasitan plantas.

Miles de especies de hongos (principalmente ascomicetos) forman líquenes (**FIGURA 21-12**), cada una en combinación con un número mucho más reducido de especies de algas o bacterias. Juntos, estos organismos forman unidades tan resistentes y autosuficientes que los líquenes se cuentan entre los primeros seres vivos en colonizar las islas volcánicas de reciente formación. Asimismo los líquenes de brillantes colores han invadido otros hábitat inhóspitos, desde desiertos hasta el Ártico, y crecen incluso en la roca desnuda. Como es de suponer, en ambientes extremos los líquenes crecen con gran lentitud; así, por ejemplo, las colonias árticas se expanden a razón

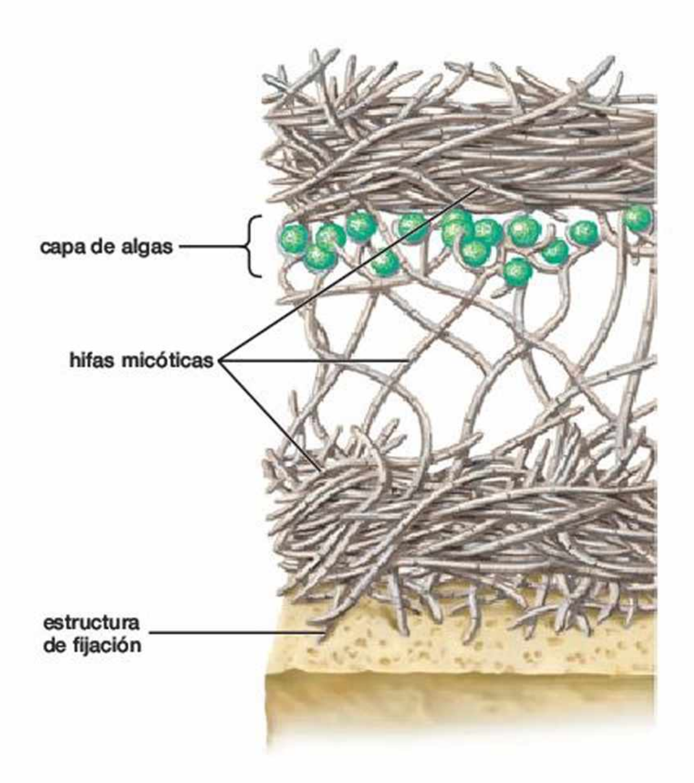


FIGURA 21-11 El liquen: una asociación simbiótica
La mayoría de los líquenes tienen una estructura en capas, limitada en las partes superior e inferior por una capa externa de hifas micóticas. Las estructuras de fijación formadas por hifas micóticas emergen de la capa inferior y anclan el líquen a una superficie, como una roca o un árbol. Una capa de algas donde las algas y los hongos crecen en estrecha asociación reside debajo de la capa superior de hifas.



a)



b)

FIGURA 21-12 Diversos líquenes
a) Un liquen incrustado de vistosos colores, que crece sobre una roca seca, ilustra la tenaz independencia de esta combinación simbiótica de hongo y alga. ***b)*** Un liquen frondoso crece en una rama de árbol muerta.

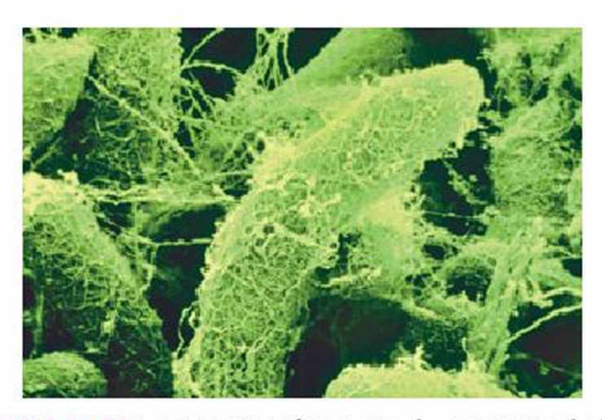


FIGURA 21-13 Las micorrizas favorecen el crecimiento de las plantas
Hifas de micorrizas entretejidas en torno a la raíz de un álamo temblón. Las plantas crecen mucho mejor en asociación simbiótica con estos hongos, que ayudan a poner los nutrimentos y el agua a disposición de las raíces.

de 2.5 a 5 centímetros cada 1000 años. Pese a su lento crecimiento, los líquenes persisten durante largos periodos; algunos líquenes del Ártico tienen más de 4000 años de edad.

Las micorrizas son hongos asociados con las raíces de plantas

Las **micorrizas** son importantes asociaciones simbióticas entre hongos y raíces de plantas. Se sabe de más de 5000 especies de hongos micorrícicos (que incluyen representantes de todos los grupos de hongos principales) que crecen en asociación íntima con alrededor del 80 por ciento de todas las plantas con raíces, incluyendo la mayoría de los árboles. Las hifas de los hongos micorrícicos rodean la raíz de la planta e invaden sus células (**FIGURA 21-13**).

Las micorrizas ayudan a las plantas a alimentarse

La asociación entre plantas y hongos beneficia a ambos socios. Los hongos micorrícicos reciben moléculas de azúcar ricas en energía que las plantas producen por fotosíntesis y que pasan de sus raíces al hongo. En cambio, el hongo digiere y absorbe minerales y nutrimentos orgánicos del suelo, y pasa algunos de ellos directamente a las células de la raíz. Los experimentos demuestran que el fósforo y el nitrógeno, nutrimentos fundamentales para el crecimiento vegetal, están entre las moléculas que las micorrizas llevan del suelo a las raíces. Estos hongos también absorben agua y la transfieren a la planta, lo cual constituye una ventaja para ésta en los suelos arenosos secos.

La vida común entre las micorrizas y las plantas tiene una contribución esencial para la vitalidad de las plantas terrestres. Las plantas que carecen de micorrizas suelen ser más pequeñas y más débiles que las plantas con hongos micorrícicos. De manera que la presencia de micorrizas incrementa la productividad general de las comunidades vegetales en la Tierra y, por ende, aumenta la capacidad para sustentar animales y otros organismos que dependen de las plantas.

Las micorrizas ayudan a las plantas a probar la tierra

Algunos científicos piensan que las asociaciones micorrícicas pudieron haber sido importantes en la invasión de la tierra por las plantas hace más de 400 millones de años. Una relación así entre un hongo acuático y una alga verde (antepasado de las plantas terrestres) quizás haya ayudado al alga a adquirir el agua y los nutrimentos minerales que necesitaba para sobrevivir fuera del agua.

El registro de fósiles es congruente con la hipótesis de que las micorrizas jugaron un papel importante en la colonización de la tierra por parte de las plantas. El fósil más antiguo de los hongos terrestres tiene aproximadamente 460 millones de años de antigüedad, casi la misma edad que los fósiles más viejos de las plantas terrestres. Tales hallazgos sugieren que los hongos y las plantas invadieron la tierra al mismo tiempo y quizá juntos. Además, los fósiles vegetales que se formaron poco después de dicha invasión muestran estructuras de raíces distintivas, parecidas a aquellas que se forman actualmente como respuesta ante la presencia de micorrizas. Esos fósiles muestran que micorrizas totalmente desarrolladas estuvieron presentes muy al principio de la evolución de las plantas terrestres y sugieren que una asociación planta-hongo más sencilla quizás ocurrió incluso antes.

Los endófitos son hongos que viven dentro de los tallos y las hojas de las plantas

La íntima asociación entre hongos y plantas no se limita a las micorrizas de la raíz. También se han encontrado hongos que viven dentro de tejidos que habitan en la superficie terrestre de prácticamente todas las especies vegetales en que se ha buscado su presencia. Algunos de estos *endófitos* (organismos que viven dentro de otro organismo) son parásitos que provocan enfermedades de las plantas; sin embargo, muchos —tal vez la mayoría— son benéficos para el huésped. Los casos mejor estudiados de endófitos micóticos benéficos son las especies de ascomicetos que viven dentro de las células de las hojas de muchas especies de césped. Estos hongos producen sustancias que son desagradables o tóxicas para los insectos y los mamíferos de pastoreo, y ayuda a proteger al césped de tales depredadores.

La protección contra depredadores que brindan los endófitos micóticos resulta tan suficientemente eficaz que los científicos están trabajando arduamente para descubrir una forma de desarrollar pastos que no tengan endófitos. Los caballos, las vacas y otros animales importantes de pastoreo suelen evitar comer césped que contienen endófitos. Cuando sólo está disponible como alimento el césped que contiene endófitos, los animales que lo consumen sufren de mala salud y lento crecimiento.

Algunos hongos son recicladores importantes

Al igual que las micorrizas y los endófitos, algunos hongos juegan un papel importante en el crecimiento y la conservación del tejido vegetal. No obstante, otros hongos juegan un papel similar en su destrucción. Únicos entre los organismos, los hongos pueden digerir tanto lignina como celulosa, las moléculas que forman la madera. Cuando un árbol u otra planta leñosa muere, sólo los hongos son capaces de descomponer sus restos.

Los hongos son los "empleados funerarios" de nuestro planeta, pues consumen no sólo madera muerta sino los "cadáveres" de todos los reinos. Los hongos que son *saprófitos* (que se alimentan de organismos muertos) regresan las sustancias componentes del tejido muerto a los ecosistemas de los cuales provienen. Las actividades digestivas extracelulares de los



FIGURA 21-14 Tizón del maíz
Este basidiomiceto patógeno ocasiona pérdidas por millones de dólares cada año en los cultivos de maíz. No obstante, incluso una plaga como el tizón del maíz tiene sus admiradores. En México, este hongo se conoce con el nombre de *huitlacoche* y se considera una delicia culinaria.

hongos saprofíticos liberan nutrimentos que las plantas pueden utilizar. Si los hongos y las bacterias desaparecieran repentinamente, las consecuencias serían desastrosas. Los nutrimentos permanecerían encerrados en los cuerpos de plantas y animales muertos, el reciclaje de los nutrimentos se detendría, la fertilidad del suelo disminuiría rápidamente, y los restos tanto orgánicos como no orgánicos se acumularían. En pocas palabras, el ecosistema se colapsaría.

21.4 ¿CÓMO AFECTAN LOS HONGOS A LOS SERES HUMANOS?

Por lo general, la gente piensa poco en los hongos, salvo quizá cuando aprecia ocasionalmente y por un momento el sabor de los champiñones en una pizza. Sin embargo, los hongos desempeñan un papel importante en la vida humana.

Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas

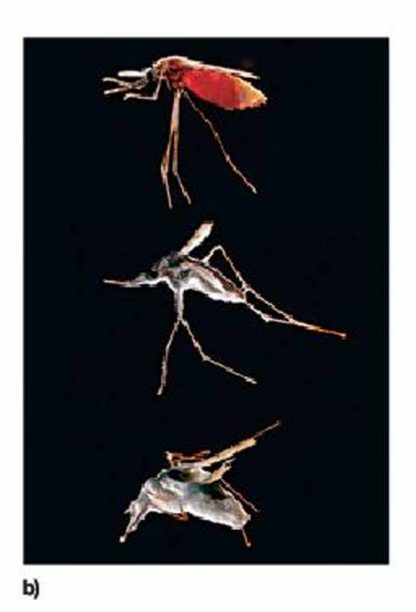
Los hongos son causa de la mayoría de las enfermedades de las plantas y algunas de las plantas que infectan son importantes para los seres humanos. Por ejemplo, los hongos patógenos tienen un efecto devastador en la provisión de alimentos del mundo. Las plagas a vegetales por los basidiomicetos, que llevan los descriptivos nombres de *royas* y *tizones*, son particularmente nocivas y provocan daños por miles de millones de dólares cada año en los cultivos de cereales (**FIGURA 21-14**). Las enfermedades micóticas influyen asimismo en la apariencia de nuestros paisajes. El olmo americano y el castaño americano, dos especies de árboles que hace tiempo sobresalían en los parques, patios y bosques de Estados Unidos, fueron destruidos en escala masiva por los ascomicetos que causan la enfermedad del olmo holandés y la plaga del castaño. Actualmente pocos estadounidenses recuerdan las gráciles formas de los grandes olmos y castaños, pues casi han desaparecido por completo del paisaje.

Los hongos continúan atacando los tejidos vegetales mucho después de haber sido cosechados para uso humano. Para consternación de los propietarios de viviendas, una multitud de especies de hongos atacan la madera y la pudren. Ciertos mohos ascomicetos secretan las enzimas celulasa y proteasa, que causan importantes daños a los productos textiles de algodón y lana, especialmente en los climas húmedos y calurosos donde prosperan los mohos.

No obstante, los efectos de los hongos en la agricultura y la silvicultura no son todos negativos. Los hongos parásitos que atacan insectos y otras plagas de artrópodos pueden ser un importante aliado en el combate contra las plagas (**FIGURA 21-15a**). Los agricultores que desean reducir su dependencia de los plaguicidas químicos caros y tóxicos están usando cada vez más los métodos biológicos para el control de plagas, in-



a)



b)

FIGURA 21-15 Un útil hongo parásito
Los hongos patógenos pueden ser útiles para los seres humanos. Por ejemplo, un hongo como ***a)*** el *Cordyceps*, una especie que mató a un saltamontes, es utilizado por los granjeros para controlar las plagas de insectos. ***b)*** Algunos hongos podrían utilizarse para proteger a los seres humanos contra las enfermedades. Un mosquito portador de la malaria infectado por un Beauveria se transforma de un animal saludable (parte superior) en un cadáver incrustado en un hongo en menos de dos semanas.

cluyendo las aplicaciones de "fungicidas". En la actualidad se usan hongos patógenos para combatir diversas plagas, como termitas, el gorgojo del arroz, la oruga de librea, los áfidos y los ácaros de los cítricos. Además, los biólogos han descubierto que ciertos hongos atacan y matan especies de mosquitos que transmiten la malaria (**FIGURA 21-15b**). Se planea clasificar estos hongos para luchar contra una de las enfermedades más mortíferas del mundo.

Los hongos producen enfermedades humanas

El reino Fungi incluye especies parásitas que atacan directamente a los seres humanos. Entre las enfermedades micóticas más conocidas están las provocadas por ascomicetos que atacan la piel: pie de atleta, tiña inguinal y sarna. Estas enfermedades, aunque son desagradables, no ponen en riesgo la vida y, por lo general, se tratan eficazmente con ungüentos antimicóticos. Un tratamiento oportuno habitualmente consigue combatir otra enfermedad micótica común: las infecciones vaginales causadas por la levadura *Candida albicans* (**FIGURA 21-16**). Los hongos también infectan los pulmones cuando la víctima inhala esporas de los hongos causantes de enfermedades como la fiebre de los valles y la histoplasmosis. Al igual que otras infecciones por hongos, cuando se diagnostican oportuna y correctamente, estas enfermedades se pueden combatir con medicamentos antimicóticos; sin embargo, si no se tratan, llegan a convertirse en infecciones sistémicas graves. El cantante Bob Dylan, por ejemplo, enfermó gravemente de histoplasmosis cuando el hongo infectó su pericardio, es decir, la membrana que envuelve el corazón.

Los hongos pueden producir toxinas

Además de su papel como agentes de enfermedades infecciosas, algunos hongos producen toxinas peligrosas para los seres humanos. De particular interés son las toxinas que producen los hongos que crecen sobre los granos y otros alimentos que fueron almacenados en condiciones de excesiva humedad. Por ejemplo, los mohos del género *Aspergillus* producen unos compuestos cancerígenos altamente tóxicos conocidos como aflatoxinas. Algunos alimentos, como los cacahuates, parecen especialmente susceptibles al ataque por *Aspergillus*. Desde que se descubrieron las aflatoxinas en la década de 1960, los cultivadores y procesadores de alimentos han ideado métodos para reducir el crecimiento de *Aspergillus* en las cosechas almacenadas, de manera que se logró disminuir considerablemente la cantidad de aflatoxina en la mantequilla de cacahuate que consumimos.

Un hongo productor de toxinas tristemente célebre es el ascomiceto *Claviceps purpurea*, que infecta las plantas de centeno y causa una enfermedad conocida como cornezuelo del centeno. Este hongo produce varias toxinas que afectan a los seres humanos, cuando el centeno infectado se muele para convertirlo en harina y luego se consume. Esto sucedió con mucha frecuencia en el norte de Europa durante la Edad Media, con efectos devastadores. En ese tiempo, la intoxicación por cornezuelo era generalmente mortal, pero antes de morir, las víctimas experimentaban unos síntomas terribles. Una de las toxinas del cornezuelo es vasoconstrictora, lo cual significa que constriñe los vasos sanguíneos y reduce el flujo de sangre. El efecto puede ser tan intenso que genera gangrena y las extremidades se consumen y caen en pedazos. Otras toxinas del cornezuelo producen síntomas como sensación quemante, vómito, espasmos convulsivos y alucinaciones vívidas. En la actualidad, las nuevas técnicas agrícolas han permitido eliminar eficazmente la intoxicación por cornezuelo del centeno; aunque permanece un legado en la forma de la droga alucinógena LSD, que es un derivado de un componente de las toxinas del cornezuelo.

Muchos antibióticos se derivan de los hongos

Los hongos también han tenido repercusiones positivas en la salud humana. La era moderna de los medicamentos antibióticos que salvan vidas se inició con el descubrimiento de la penicilina, que es producida por un moho ascomiceto (**FIGURA 21-17**; véase la figura 1-5). La penicilina todavía se utiliza, junto con otros antibióticos derivados de hongos, como la oleandomicina y la cefalosporina, para combatir enfermedades bacterianas. Otros fármacos importantes también provienen de los hongos, entre ellos la ciclosporina, que se utiliza para suprimir la respuesta inmunitaria durante los trasplantes de órganos y reducir así la tendencia del organismo a rechazar el órgano extraño.

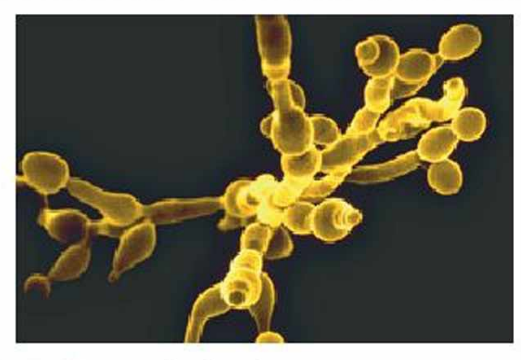


FIGURA 21-16 La insólita levadura
Las levaduras son unos ascomicetos fuera de lo común, normalmente no filamentosos, que se reproducen casi siempre por gemación. La levadura que aquí se muestra es *Candida*, una causa frecuente de infecciones vaginales.



FIGURA 21-17 Penicillium
Penicillium que crece sobre una naranja. Las estructuras reproductoras, que recubren la superficie del fruto, son visibles; debajo de ellas, las hifas extraen alimento del interior. El antibiótico penicilina se aisló por primera vez de este hongo. **PREGUNTA: ¿Por qué algunos hongos producen químicos antibióticos?**

GUARDIÁN DE LA TIERRA El caso de las setas que desaparecen

Los *micólogos*, es decir, los científicos que estudian los hongos, y los cocineros gastrónomos parecen tener poco en común; no obstante, en tiempos recientes los ha unido una preocupación común: las setas están disminuyendo rápidamente en términos de número, tamaño promedio y diversidad de especies. Aunque el problema se reconoce con más facilidad en Europa, donde la gente recolecta setas silvestres desde hace siglos, los micólogos estadounidenses están alarmados, pues también en Estados Unidos podría estar ocurriendo esa disminución. ¿Por qué están desapareciendo las setas? La recolección excesiva de setas comestibles no es la causa, porque las formas tóxicas están sufriendo el mismo fenómeno. La pérdida es evidente en cualquier tipo de bosques maduros, por lo que los cambios en las prácticas de administración de los bosques no podrían ser la causa. El agente más probable es la contaminación del aire, porque la pérdida de setas es máxima donde el aire presenta los niveles más altos de ozono, azufre y nitrógeno.

Aunque los micólogos aún no establecen con exactitud cómo daña la contaminación del aire a los hongos, los indicios son claros. En Holanda, por ejemplo, el número promedio de especies de hongos por cada 1000 metros cuadrados ha descendido de 37 a 12 en las últimas décadas. Veinte de las 60 especies estudiadas en Inglaterra están disminuyendo. La preocupación es aún mayor por el hecho de que los hongos más afectados son aquellos cuyas hifas forman asociaciones micorrícicas con las raíces de los árboles. Los árboles con menos micorrizas tienen menor resistencia a las sequías periódicas o a las rachas de frío intenso. Debido a que la contaminación del aire también daña directamente los bosques, la pérdida adicional de las micorrizas podría ser devastadora.

Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía

Los hongos hacen una importante contribución a la nutrición humana. Los componentes más evidentes de esta aportación son los hongos que consumimos directamente: champiñones y setas basidiomicetos tanto silvestres como cultivados, y ascomicetos como las morillas y la rara y apreciada trufa (véase la sección: "Conexiones evolutivas: El ingenio de los hongos: Cerdos, escopetas y lazos"). El papel de los hongos en la cocina, no obstante, también implica manifestaciones menos visibles. Por ejemplo, algunos de los quesos más famosos del mundo, como el Roquefort, el Camembert, el Stilton y el Gorgonzola, deben sus sabores característicos a los mohos ascomicetos que crecen en ellos mientras maduran. Quizá los contribuyentes micóticos más importantes y omnipresentes al suministro de alimentos, sin embargo, sean los ascomicetos unicelulares (unas pocas especies son basidiomicetos) conocidos como *levaduras*.

El vino y la cerveza se elaboran utilizando levaduras

El descubrimiento de que era posible aprovechar las levaduras para dar vida a nuestra experiencia gastronómica es sin duda un acontecimiento fundamental en la historia de la humanidad. Entre los numerosos alimentos y bebidas que dependen de las levaduras para su producción se encuentran el pan, el vino y la cerveza, cuyo consumo está tan extendido que sería difícil imaginar un mundo sin ellos, y deben sus cualidades especiales a la fermentación con levaduras. Se produce una fermentación cuando las levaduras extraen energía del azúcar y, como subproductos del proceso metabólico, emiten dióxido de carbono y alcohol etílico.

A medida que las levaduras consumen los azúcares de fruta del jugo de uva, éstos son remplazados por alcohol y el resultado es el vino. Con el tiempo, la creciente concentración de alcohol mata las levaduras y termina la fermentación. Si esto ocurre antes de que se consuma todo el azúcar de uva disponible, el vino será dulce; si el azúcar se agota, el vino será seco.

La cerveza se elabora a partir de cereales (habitualmente cebada), pero las levaduras no son muy buenas para consumir los carbohidratos que componen los granos de cereal. Para que las levaduras cumplan su cometido es necesario hacer germinar los granos de cebada (recuérdese que los granos son en realidad semillas). Con la germinación, las plantas producen carbohidratos, por lo que la cebada germinada constituye una excelente fuente de alimento para las levaduras. Al igual que en el caso del vino, la fermentación convierte los azúcares en alcohol, pero los cerveceros atrapan el dióxido de carbono que se forma al mismo tiempo, para dar a la cerveza su característica carbonatación formadora de burbujas.

Las levaduras hacen que el pan se esponje

En la elaboración del pan, el dióxido de carbono es el producto de fermentación más importante. Las levaduras que se agregan a la masa de pan producen tanto alcohol como dióxido de carbono; pero el alcohol se evapora durante el horneado. En cambio, el dióxido de carbono queda atrapado en la masa, donde forma las burbujas que dan al pan su textura ligera y esponjosa (y nos salva de tener que comer emparedados de galleta toda la vida). Así, la próxima vez que usted disfrute de una rebanada de pan francés con queso Camembert y un buen vaso de Chardonnay, o una rebanada de pizza acompañada de una botella muy fría de su cerveza favorita, sería bueno agradecerlo en silencio a las levaduras. Nuestra dieta sería sin duda mucho más insípida sin la ayuda que nos brindan nuestros socios micóticos.

CONEXIONES EVOLUTIVAS

El ingenio de los hongos: Cerdos, escopetas y lazos

La selección natural, ejercida a lo largo de millones de años sobre las diversas formas de hongos, ha producido algunas notables adaptaciones que permiten a los hongos dispersar sus esporas y obtener nutrimentos.

La trufa, rara y deliciosa

Aunque muchos hongos son apreciados como alimento, ninguno se busca con tanta avidez como la trufa (FIGURA 21-18). Las trufas italianas más finas se venden hasta por $3000 el kilogramo, y ciertos especímenes muy grandes pueden alcanzar precios mayores. Recientemente, en una subasta se vendió una trufa italiana blanca de 1 kilogramo por $53,800.

ENLACES CON LA VIDA Recolecta con cuidado

A principios de la década de 1980, los médicos en un hospital de California notaron una curiosa tendencia. En unos cuantos meses se incrementó significativamente el número de pacientes que ingresaban para recibir el tratamiento por envenenamiento, y muchos de éstos murieron. ¿Qué causó ese repentino brote de envenenamiento? La investigación posterior reveló que en la mayoría de los casos las víctimas fueron inmigrantes recientes de Laos o Camboya. Luchando por adaptarse a su nuevo país, se sintieron maravillados al descubrir que los bosques californianos contenían setas que eran muy parecidas a las que colectaban para alimentarse en Asia. Por desgracia, la semejanza era sólo superficial; las setas eran en efecto especies venenosas. La búsqueda de estos inmigrantes para encontrar "alimentos emocionalmente nostálgicos" tuvo consecuencias funestas.

En general, los inmigrantes de países donde los hongos se colectan comúnmente han demostrado ser especialmente susceptibles al envenenamiento con setas tóxicas. Sin embargo, no son las únicas víctimas: cada año varios niños pequeños, recolectores inexpertos e invitados desafortunados a comidas gourmet realizan viajes inesperados al hospital después de ingerir setas silvestres venenosas.

Tal vez resulte divertido y gratificante recolectar setas silvestres, las cuales ofrecen algunos de los sabores más ricos y complejos que el ser humano puede experimentar. Pero si tú decides salir a recolectar, ten mucho cuidado porque algunos de los venenos más mortíferos conocidos están en las setas. En especial destacan por su veneno ciertas especies del género *Amanita*, cuyos sugerentes nombres comunes son sombrero de la muerte y ángel destructor (**FIGURA E21-1**). Tales nombres se ganaron a pulso, ya que incluso una sola mordida a alguna de estas setas podría ser mortal. El daño por las toxinas de la *Amanita* es más severo en el hígado, donde se suelen acumular las toxinas. A menudo las víctimas de envenenamiento con *Amanita* logran salvarse únicamente trasplantándoles un hígado. Así que asegúrate de proteger tu salud invitando a un experto a que te acompañe en tus expediciones en busca de setas.



FIGURA E21-1 El ángel destructor
El basisiomiceto *Amanita virosa* produce setas que pueden resultar mortales.



FIGURA 21-18 La trufa
Las trufas, unos ascomicetos poco comunes (cada uno del tamaño de una pequeña manzana), son un manjar gastronómico.

Las trufas son las estructuras que contienen esporas de un ascomiceto que forma una asociación micorrícica con las raíces de los robles.

Aunque se desarrolla bajo el suelo, la trufa ha perfeccionado un mecanismo fascinante para inducir a los animales, especialmente al cerdo salvaje, a desenterrarla. La trufa emite una sustancia química muy parecida al atrayente sexual del cerdo. Cuando los cerdos excitados desentierran y devoran la trufa, millones de esporas se dispersan en el aire. Los recolectores de trufas utilizan cerdos con bozal para buscar a su presa. ¡Un buen cerdo trufero puede oler una trufa del subsuelo a 50 metros de distancia! En la actualidad los perros son los asistentes más comunes de los buscadores de trufas.

El método de la escopeta para dispersar esporas

Si uno se acerca lo suficiente a un montón de estiércol de caballo para escudriñarlo, quizá consiga observar las hermosas y delicadas estructuras reproductoras del cigomiceto *Pilobolus* (**FIGURA 21-19**). No obstante su finura, se trata en realidad de escopetas micóticas. Los bulbos transparentes, rematados con estuches de esporas negros y pegajosos, se extienden a partir de hifas que penetran en el estiércol. Conforme los bulbos maduran, la concentración de azúcar en su interior aumenta y succionan agua por ósmosis. Entre tanto, el bulbo comienza a debilitarse inmediatamente por debajo del sombrerillo. De improviso, y como un globo inflado en exceso, el bulbo revienta y lanza su estuche de esporas hasta una altura de un metro.

Las esporas arrastradas por el aire quizá se depositen en algunas hojas de césped, porque el *Pilobolus* se inclina hacia la luz conforme crece, con lo cual aumenta la probabilidad de que sus esporas se dirijan hacia los pastizales al aire libre. Las esporas que se adhieren al pasto permanecen ahí hasta que



FIGURA 21-19 Un cigomiceto explosivo
Las delicadas y translúcidas estructuras reproductoras del cigomiceto *Pilobolus* se vuelan literalmente la cabeza cuando están maduras, para dispersar las cápsulas negras con su carga de esporas.



FIGURA 21-20 Némesis de los nematodos
Arthrobotrys, el estrangulador de nematodos (gusanos redondos), atrapa a su presa en una hifa modificada semejante a un lazo corredizo, la cual se hincha cuando algo entra en contacto con la superficie interior del lazo.

las consume un herbívoro, quizás un caballo, al pastar. Más tarde, y a cierta distancia de ahí, el caballo depositará un montón de estiércol fresco con esporas de *Pilobolus* que han pasado intactas a través de su conducto digestivo. Las esporas germinan y las hifas, al crecer, penetran en el estiércol (que es una rica fuente de nutrimentos) y, finalmente, lanzan nuevos proyectiles para continuar con este ingenioso ciclo.

La némesis de los nematodos

Los *nematodos* (gusanos redondos) microscópicos abundan en los suelos ricos; en tanto que los hongos han perfeccionado varias formas fascinantes de hifas para atrapar nematodos, que les permiten explotar esta rica fuente de proteína. Ciertos hongos producen vainas pegajosas que se adhieren a los nematodos que pasan y penetran en el cuerpo del gusano mediante hifas, las cuales comienzan entonces a digerir al gusano desde adentro. Una especie lanza una espora microscópica parecida a un arpón hacia los nematodos que pasan; la espora se convierte en un nuevo hongo dentro del gusano. El estrangulador de hongos *Arthrobotrys* produce lazos formados de tres células hifales. Cuando un nematodo entra en el lazo, su contacto con las partes internas del lazo es un estímulo que provoca que las células de éste se hinchen de agua (**FIGURA 21-20**). En una fracción de segundo, el orificio se contrae y atrapa al gusano. Después, las hifas del hongo penetran y se dan un banquete con su presa.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO HONGOS DESCOMUNALES



¿Por qué el hongo *Armillaria* crece tanto? En parte su tamaño se debe a su capacidad para formar rizomorfos, los cuales consisten en hifas agrupadas dentro de una corteza protectora. Las hifas así encerradas llevan nutrimentos a los rizomorfos, y les permiten extenderse grandes distancias por las áreas con insuficiencia de nutrimentos, para obtener nuevas fuentes de alimentos. Los hongos *Armillaria*, entonces, pueden crecer más allá de los límites de una región específica rica en alimento.

Otro factor que puede contribuir con el enorme tamaño del *Armillaria* de Oregon es el clima donde se encuentra. En esta región árida, los cuerpos fructíferos micóticos se forman sólo rara vez, de manera que el colosal *Armillaria* rara vez produce esporas. En ausencia de esporas que podrían desarrollarse como nuevos individuos, el individuo existente enfrenta poca competencia por los recursos, y está en libertad para crecer y cubrir una área cada vez más grande.

El descubrimiento del espécimen de Oregon es únicamente el último capítulo de una benéfica "guerra de los hongos" a largo plazo, que empezó en 1992 con el descubrimiento de la primera seta enorme, un *Armillaria gallica* de 150,000 m^2 que crece en Michigan. Desde ese importante descubrimiento inicial, los grupos de investigadores en Michigan, Washington, y Oregon se han enfrascado en una amistosa competencia para encontrar el hongo más grande. ¿Algún día se romperá el récord existente? Permanece atento.

Piensa en esto Como todo el Armillaria de Oregon creció a partir de una sola espora, todas sus células son genéticamente idénticas. Sin embargo, no todas sus partes son fisiológicamente dependientes entre sí, por lo que es poco probable que alguna sustancia recorra los 9 kilómetros cuadrados del micelio. Tampoco hay una epidermis, membrana o corteza que cubra todo el micelio y lo aísle del ambiente como una unidad. ¿La uniformidad genética del hongo es evidencia suficiente para considerarse un solo individuo, o se requiere de una mayor integración fisiológica? ¿Crees que sea válido el título de "el organismo más grande del mundo"?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

21.1 ¿Cuáles son las principales características de los hongos?

Los cuerpos micóticos se componen generalmente de hifas filamentosas, que son multicelulares o multinucleadas, y forman grandes redes entretejidas llamadas micelios. Los núcleos de los hongos por lo común son haploides. Una pared celular de quitina envuelve las células micóticas.

Todos los hongos son heterótrofos, secretan enzimas digestivas afuera de su cuerpo y absorben los nutrimentos que se liberan.

Los hongos se reproducen de formas variadas y complejas. La reproducción asexual se lleva a cabo ya sea por fragmentación del micelio o por formación de esporas asexuales. Las esporas sexuales se forman una vez que los núcleos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide, que sufre meiosis para formar esporas sexuales haploides. Las esporas, tanto asexuales como sexuales, producen micelios haploides por mitosis.

Web tutorial 22.1 La estructura y reproducción de los hongos

21.2 ¿Cuáles son los principales grupos de hongos?

Los principales *fila* de los hongos, así como sus características, se resumen en la tabla 21-1.

Web tutorial 22.2 Clasificación de los hongos

21.3 ¿Cómo interactúan los hongos con otras especies?

Un liquen es una asociación simbiótica entre un hongo y algas o cianobacterias. Esta combinación autosuficiente puede colonizar rocas desnudas. Las micorrizas son asociaciones entre hongos y las raíces de casi todas las plantas vasculares. El hongo obtiene sus nutrimentos fotosintéticos de las raíces de la planta y, a cambio, lleva agua y nutrimentos del suelo circundante al interior de la raíz. Los endófitos son hongos que crecen dentro de las hojas o los tallos de las plantas, y que ayudan a proteger las plantas que los tienen. Los hongos saprofíticos son agentes de descomposición sumamente importantes en los ecosistemas. Sus cuerpos filamentosos penetran en los suelos ricos y en el material orgánico en descomposición, y liberan nutrimentos por digestión extracelular.

21.4 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

La mayoría de las enfermedades de las plantas se deben a hongos parásitos. Algunos hongos parásitos ayudan a combatir las plagas de insectos en los cultivos. Otros producen enfermedades humanas, como la tiña, el pie de atleta y las infecciones vaginales ordinarias. Algunos hongos producen toxinas que pueden dañar a los seres humanos. Pese a ello, los hongos confieren variedad a las opciones alimentarias humanas; en tanto que la fermentación con hongos permite elaborar vino, cerveza y pan.

TÉRMINOS CLAVE

ascomiceto *pág. 421*
asca *pág. 421*
basidio *pág. 421*
basidiomiceto *pág. 421*
basidiospora *pág. 421*
cigomiceto *pág. 418*
cigospora *pág. 421*
espora *pág. 417*
esporangio *pág. 418*
hifa *pág. 416*
hongo con saco *pág. 421*
hongo de clava *pág. 421*
liquen *pág. 422*
micelio *pág. 416*
micorriza *pág. 424*
quitridiomicetos *pág. 417*
septo *pág. 416*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Describe la estructura del cuerpo micótico. ¿En qué difieren las células micóticas de la mayoría de las células vegetales y animales?
2. ¿Qué parte del cuerpo micótico está representada por las setas, los bejines y otras estructuras similares? ¿Por qué sobresalen del suelo dichas estructuras?
3. ¿Cuáles son dos enfermedades de las plantas, causadas por hongos parásitos, que han tenido enormes repercusiones en los bosques de Estados Unidos? ¿A qué *fila* pertenecen estos hongos?
4. Menciona algunos hongos que ataquen los cultivos. ¿A qué filum pertenece cada uno?
5. Describe la reproducción asexual de los hongos.
6. ¿Cuál es el ingrediente estructural principal de la pared celular de los hongos?
7. Señala los principales *fila* de los hongos, describe la característica de la que cada una toma su nombre y cita un ejemplo de cada una.
8. Describe la formación de un anillo de hada en setas. ¿Por qué existe una relación entre el diámetro y la edad del anillo?
9. Describe dos asociaciones simbióticas entre hongos y organismos de otros reinos. En cada caso, explica el efecto de estas asociaciones en cada uno de los socios.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. En Estados Unidos, la enfermedad del olmo holandés se debe a un organismo *exótico*, es decir, un organismo (en este caso un hongo) introducido desde otra parte del mundo. ¿Qué daño ha causado esa introducción? ¿Qué otras plagas de hongos pertenecen a esta categoría? ¿Por qué es grande la probabilidad de que un hongo parásito sea transportado fuera de su hábitat natural? ¿Qué pueden hacer los gobiernos para limitar esta importación?
2. El descubrimiento de la penicilina revolucionó el tratamiento de las enfermedades bacterianas. Sin embargo, en la actualidad rara vez se prescribe penicilina. ¿A qué se debe esto? *Sugerencia*: Consulta el capítulo 15.
3. El descubrimiento de la penicilina fue el resultado de una observación fortuita de un microbiólogo muy curioso: Alexander Fleming. ¿Cómo harías una búsqueda sistemática de nuevos antibióticos producidos por hongos? ¿Dónde buscarías esos hongos?
4. Los restos fósiles indican que existían asociaciones micorrícicas entre hongos y raíces vegetales hacia finales de la era paleozoica, cuando las plantas iniciaron la invasión de la tierra. Este dato sugiere un vínculo importante entre las micorrizas y la exitosa invasión de la tierra por las plantas. ¿Por qué fueron importantes las micorrizas en la colonización de hábitat terrestres por las plantas?
5. Los textos de biología general de la década de 1960 incluían a los hongos en el reino vegetal. ¿Por qué los biólogos ya no consideran a los hongos como miembros legítimos del reino vegetal?
6. ¿Qué consecuencias ecológicas se producirían si los seres humanos, mediante un nuevo y letal fungicida, destruyeran a todos los hongos del planeta?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Barron, G. "Jekyll-Hyde Mushrooms". *Natural History*, marzo de 1992. Los hongos asumen diversas formas; unos absorben material vegetal en descomposición y otros se alimentan de gusanos microscópicos.

Dix, N. J. y Webster, J. *Fungal Ecology*. Londres: Chapman & Hall, 1995. Una exposición más bien técnica, pero comprensible y de fácil lectura, de la diversidad de los hongos; se concentra en los papeles que los hongos desempeñan en las diferentes comunidades ecológicas.

Hudler, G. W. *Magical Mushrooms, Mischievous Molds*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1998. Interesante tratamiento de los hongos, con especial atención a su importancia en los asuntos humanos.

Kiester, E. "Prophets of Gloom". *Discover*, noviembre de 1991. Los líquenes sirven como indicadores de la calidad del aire y aportan indicios del deterioro de las condiciones ambientales.

Money, N. P. *Carpet Monster and Killer Spores: A Natural History of Toxic Mold*, Nueva York: Oxford University Press, 2004. Un excelente relato sobre el estatus biológico, toxicológico y legal de algunos de los hongos que se alimentan en habitaciones humanas.

Schaechter, E. *In the Company of Mushrooms*. Cambridge: Harvard University Press, 1997. Accesible descripción del mundo de los hongos, escrita en un estilo ameno y personal.

Vogel, S. "Taming the Wild Morel". *Discover*, mayo de 1988. Describe las investigaciones que han permitido cultivar en el laboratorio estos raros manjares.

CAPÍTULO

22 La diversidad de las plantas



Esta enorme flor de la *Rafflesia arnoldii* con olor putrefacto es una atracción para quienes visitan los bosques húmedos asiáticos.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: La reina de los parásitos

22.1 ¿Cuáles son las principales características de las plantas?

En las plantas se alternan las generaciones multicelulares haploides y diploides

Las plantas tienen embriones multicelulares y dependientes

Las plantas desempeñan un papel ecológico fundamental

Las plantas satisfacen las necesidades de los humanos y halagan sus sentidos

22.2 ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas?

Las algas verdes dieron origen a las plantas terrestres

Los ancestros de las plantas vivieron en aguas dulces

22.3 ¿Cómo se adaptaron las plantas a la vida en la Tierra?

El cuerpo de las plantas resiste la gravedad y la sequía

Los embriones de las plantas están protegidos y sus células sexuales se dispersan en ausencia de agua

22.4 ¿Cuáles son los principales grupos de plantas?

Las briofitas carecen de estructuras de conducción

Las plantas vasculares tienen vasos conductores que también brindan sostén

Las plantas vasculares sin semilla incluyen los licopodios, las colas de caballo y los helechos

Las plantas con semilla dominan la tierra con la ayuda de dos adaptaciones importantes: el polen y las semillas

Las gimnospermas son plantas con semilla que carecen de flores

Las angiospermas son plantas con semilla que dan flores

Las plantas que evolucionaron más recientemente tienen gametofitos más pequeños

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO: La reina de los parásitos



ESTUDIO DE CASO LA REINA DE LOS PARÁSITOS

LA FLOR DE LA *Rafflesia arnoldii* provoca una fuerte impresión por una razón: es enorme. Una sola flor puede llegar a medir un metro de diámetro. Además, tiene una apariencia extraña, pues consiste principalmente en lóbulos carnosos parecidos a los hongos. Pero lo que hace a la flor de la *Rafflesia arnoldii* imposible de ignorar es su aroma, que se ha descrito como "un olor penetrante, más repulsivo que un cadáver de búfalo en avanzado estado de descomposición". Aunque para los seres humanos ese olor es completamente repugnante, resulta atractivo para las moscas de la carroña y otros insectos que normalmente se alimentan de carne en descomposición, donde depositan sus huevecillos. Cuando tales insectos visitan una flor masculina de la *Rafflesia arnoldii* su cuerpo se impregna del polen que puede fertilizar una flor femenina cercana.

Un examen más detallado de la *Rafflesia arnoldii* revela que carece de hojas, raíces y tallos. De hecho, es un parásito y su cuerpo se incrusta completamente en los tejidos de su huésped, una planta del género *Tetrastigma*. Sin hojas, la *Rafflesia arnoldii* es incapaz de producir alimento, por lo que extrae todos los nutrimentos que necesita de su huésped. El parásito se vuelve visible fuera del cuerpo del huésped sólo cuando alguno de sus capullos en forma de col empuja a través de la superficie del tallo del huésped; entonces, su flor gigante y de olor fétido se abre durante una semana para luego marchitarse y desprenderse. Si una flor masculina y otra femenina se abren y se cierran simultáneamente, la flor femenina puede ser fecundada y producir semillas. Una semilla que se dispersa en el excremento de animales y cae en el tallo de una *Tetrastigma* germinará y entrará en un nuevo huésped.

Cuando se habla de plantas, a menudo pensamos en su característica más obvia: hojas verdes que captan energía solar mediante fotosíntesis. Por eso parecerá extraño que este capítulo acerca de las plantas comience con la descripción de una planta tan peculiar que no realiza fotosíntesis. Sin embargo, rarezas como la *Rafflesia arnoldii* sirven para recordarnos que la evolución no siempre sigue una trayectoria predecible y que incluso una adaptación tan valiosa como la capacidad de vivir a partir de la luz solar puede descartarse.

22.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS PLANTAS?

Las plantas son los seres vivos más notorios en casi cualquier paisaje terrestre. A menos que nos encontremos en una región polar, un desolado desierto o una zona urbana densamente poblada, vivimos rodeados de plantas. Las plantas que dominan los bosques, las sabanas, los parques, las praderas, los huertos y las granjas de la Tierra son elementos tan familiares del telón de fondo de nuestra vida cotidiana que tendemos a ignorarlas. Pero si dedicamos un poco de tiempo a observar nuestras verdes compañeras más de cerca, seguramente apreciaremos más las adaptaciones responsables de su éxito y las propiedades que las hacen esenciales para nuestra supervivencia.

¿Qué distingue a los miembros del reino vegetal de otros organismos? Quizá la característica más notable de las plantas es su color verde. El color proviene de la presencia del pigmento de la clorofila en muchos tejidos vegetales. La clorofila desempeña un papel crucial en la fotosíntesis, el proceso por el que las plantas aprovechan la energía de la luz solar para convertir el agua y el dióxido de carbono en azúcares. Sin embargo, la clorofila y la fotosíntesis no son exclusivas de las plantas, ya que también se presentan en muchos tipos de protistas y procariotas. Más bien, el rasgo distintivo de las plantas es su ciclo reproductivo, que se caracteriza por la *alternancia de generaciones*.

En las plantas se alternan las generaciones multicelulares haploides y diploides

El ciclo vital de las plantas se caracteriza por la **alternancia de generaciones** (FIGURA 22-1), en la que se alternan generaciones diploides y haploides individuales. (Recordemos que un organismo diploide tiene dos juegos de cromosomas; un organismo haploide, un juego). En la generación diploide, el cuerpo de la planta se compone de células diploides y se conoce como **esporofito**. Ciertas células de los esporofitos experimentan meiosis para producir células reproductivas haploides llamadas *esporas*. Estas esporas haploides se desarrollan hasta convertirse en plantas haploides multicelulares llamadas **gametofitos**.

Finalmente, los gametofitos producen *gametos* haploides masculinos y femeninos por mitosis. Los gametos son células reproductivas, al igual que las esporas, pero, a diferencia de estas últimas, un gameto individual por sí solo no puede desarrollarse para convertirse en un nuevo individuo. En vez de ello, dos gametos de sexo opuesto deben encontrarse y fusionarse para formar un nuevo individuo. En las plantas, los gametos producidos por gametofitos se fusionan para formar un **cigoto** diploide, que se desarrolla hasta constituir un esporofito diploide, y el ciclo se inicia de nuevo.

Las plantas tienen embriones multicelulares y dependientes

En las plantas, los cigotos se desarrollan en embriones multicelulares que permanecen dentro de la planta progenitora de cuyos tejidos reciben nutrimentos. Esto es, el embrión permanece adherido a la planta progenitora y es dependiente de ésta conforme crece y se desarrolla. Tales embriones multicelulares y dependientes no se encuentran entre los protistas fotosintéticos, de manera que esta característica distingue a las plantas de sus más cercanos parientes entre las algas.

Las plantas desempeñan un papel ecológico fundamental

Las plantas proveen alimento, ya sea de forma directa o indirecta, a todos los animales, hongos y microbios no fotosintéticos terrestres. Las plantas utilizan la fotosíntesis para captar la energía solar y convierten parte de esa energía en hojas, retoños, semillas y frutos que sirven de alimento a otros organismos. Muchos de estos consumidores de tejidos vegetales, a la vez, sirven de alimento a otros organismos. Las plantas son los principales proveedores de energía y nutrimentos a los ecosistemas terrestres, y toda la vida terrestre depende de la capacidad de las plantas para fabricar alimentos a partir de la luz solar.

Además de su papel como proveedores de alimento, las plantas hacen otras contribuciones esenciales a los demás organismos. Por ejemplo, generan oxígeno como un subproducto de la fotosíntesis y, al hacerlo, reponen continuamente el oxígeno de la atmósfera. Sin la contribución de las plantas,

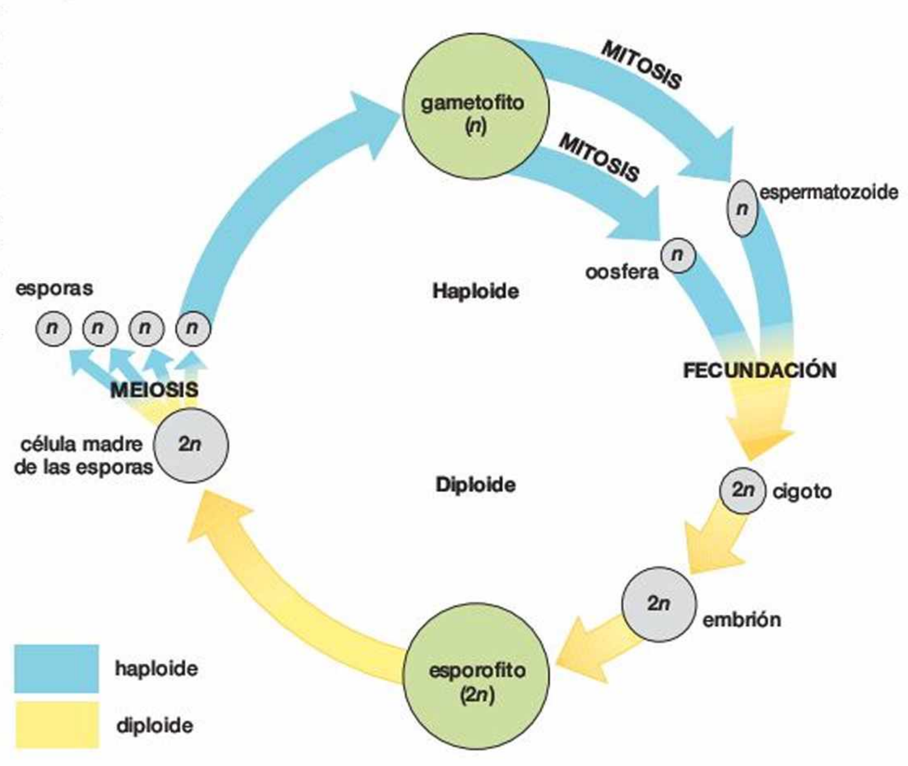


FIGURA 22-1 Alternancia de generaciones en las plantas
Como se muestra en esta representación generalizada del ciclo vital de una planta, la generación esporofítica diploide produce esporas haploides por meiosis. Las esporas se desarrollan hasta dar origen a una generación gametofítica haploide que produce gametos haploides por mitosis. El resultado de la fusión de estos gametos es un cigoto diploide que se transforma en la planta esporofítica.

el oxígeno atmosférico se agotaría rápidamente como resultado de la respiración que consume oxígeno por parte de una multitud de organismos sobre la Tierra.

Las plantas también ayudan a crear y mantener el suelo. Cuando una planta muere, sus tallos, hojas y raíces se convierten en alimento para los hongos, procariotas y otros organismos encargados de la descomposición. Gracias al proceso de descomposición, los tejidos de las plantas se degradan en diminutas partículas de materia orgánica que constituyen parte del suelo. La materia orgánica mejora la capacidad del suelo de retener agua y nutrimentos, haciéndolo más fértil y más capaz de contribuir al crecimiento de las plantas vivas. Las raíces de estas últimas ayudan a conservarlas en su lugar y a mantener la consistencia de la tierra Los suelos de los cuales se ha eliminado la vegetación son susceptibles a la erosión del viento y el agua.

Las plantas satisfacen las necesidades de los humanos y halagan sus sentidos

Todos los habitantes de los ecosistemas terrestres dependen de las contribuciones de las plantas, pero la dependencia de los seres humanos en relación con las plantas es especialmente notoria. Sería difícil exagerar el grado en que las poblaciones humanas dependen de las plantas. Ni la explosión demográfica ni nuestro rápido avance tecnológico serían posibles sin las plantas.

Las plantas proveen refugio, combustible y medicinas

Las plantas son el origen de la madera que se utiliza para construir casas para una gran parte de la población humana. Durante buena parte de la historia de la humanidad, la madera fue también el principal combustible para calentar los hogares y para cocinar. La madera sigue siendo el combustible más importante en muchos lugares del mundo. El carbón, otro combustible importante, se compone de los restos de plantas antiguas que se han transformado como resultado de procesos geológicos.

Las plantas también suministran muchos medicamentos de los que depende el cuidado de la salud en la actualidad. Medicamentos importantes que originalmente se encontraron y se extrajeron de las plantas incluyen la aspirina, el medicamento para el corazón llamado digitalina, el Taxol ® y la vinblastina, que se utilizan en el tratamiento contra el cáncer; la quinina, que combate la malaria, así como los analgésicos codeína y morfina, entre muchos otros medicamentos.

Además de extraer sustancias útiles de las plantas silvestres, los humanos han domesticado una multitud de especies vegetales útiles. A través de generaciones de cruza selectiva, los humanos han modificado las semillas, los tallos, las raíces, las flores y los frutos de especies seleccionadas para obtener alimento y fibra. Es difícil imaginar la vida sin el maíz, el arroz, las papas, las manzanas, los tomates, el aceite para cocinar, el algodón y la infinidad de alimentos básicos que las plantas domésticas nos suministran.

Las plantas brindan placer

A pesar de las obvias contribuciones de las plantas al bienestar de los seres humanos, nuestra relación con ellas parece estar basada en algo más profundo que en su capacidad para ayudarnos a satisfacer nuestras necesidades materiales. Aunque apreciamos el valor práctico del trigo y la madera, nuestras conexiones emocionales más poderosas con las plantas son puramente sensuales. Muchos de los placeres de la vida llegan a nosotros por cortesía de nuestras compañeras las plantas. Nos deleitamos con la belleza y la fragancia de las flores y las presentamos a otros como símbolo de nuestras emociones más sublimes e inefables. Muchos de nosotros dedicamos horas enteras de nuestro tiempo de ocio a cuidar de los jardines y céspedes, sin otra recompensa que el placer y la satisfacción que obtenemos al observar los frutos de nuestro trabajo. En nuestras casas, reservamos un espacio no sólo para los miembros de la familia, sino también para las plantas. Nos sentimos impulsados a alinear las calles con árboles y buscamos refugio del estrés de la vida cotidiana en parques con abundante vegetación. Nuestras mañanas se enriquecen con el aroma del café o el té y nuestras noches con un buen vaso de vino. Es evidente que las plantas nos ayudan a cumplir nuestros deseos, tanto como nuestras necesidades.

22.2 ¿CUÁL ES EL ORIGEN EVOLUTIVO DE LAS PLANTAS?

Los ancestros de las plantas fueron protistas fotosintéticos, que muy probablemente eran similares a las algas que conocemos en la actualidad. Al igual que las algas modernas, los organismos que dieron origen a las plantas carecían de raíces, tallos y hojas verdaderas, y también de estructuras reproductoras complejas como flores o conos. Todas estas características aparecieron en una etapa más tardía de la historia evolutiva de las plantas. (**FIGURA 22-2**).

Las algas verdes dieron origen a las plantas terrestres

De los diferentes grupos de algas actuales, las verdes son probablemente las que más se asemejan a las plantas ancestrales. Esta suposición se basa en la estrecha relación filogenética entre los dos grupos. Las comparaciones de DNA han mostrado que las algas verdes son los parientes vivos más próximos de las plantas, y la hipótesis de que las plantas terrestres evolucionaron a partir de algas verdes ancestrales también recibe apoyo de otro tipo de evidencias. Por ejemplo, las algas verdes y las plantas utilizan el mismo tipo de clorofila y de pigmentos auxiliares en la fotosíntesis. Además, tanto las plantas como las algas verdes almacenan alimento en forma de almidón y sus paredes celulares están constituidas de celulosa. En contraste, los pigmentos fotosintéticos, las moléculas de almacenamiento de alimentos y las paredes celulares de otros protistas fotosintéticos, como las algas rojas y las pardas, difieren de los de las plantas.

Los ancestros de las plantas vivieron en aguas dulces

La mayoría de las algas verdes viven principalmente en aguas dulces, lo que sugiere que la historia evolutiva primitiva de las plantas tuvo lugar en entornos de agua dulce. En contraste con las condiciones ambientales casi constantes del océano, los cuerpos de agua dulce son sumamente variables. La temperatura del agua fluctúa con las estaciones o incluso diariamente, y los niveles variables de precipitación pluvial y de evaporación dan origen a fluctuaciones en la concentración de sustancias químicas, o incluso a periodos en los que el hábitat acuático se seca. Las antiguas algas verdes de agua dulce deben haber adquirido por evolución características que

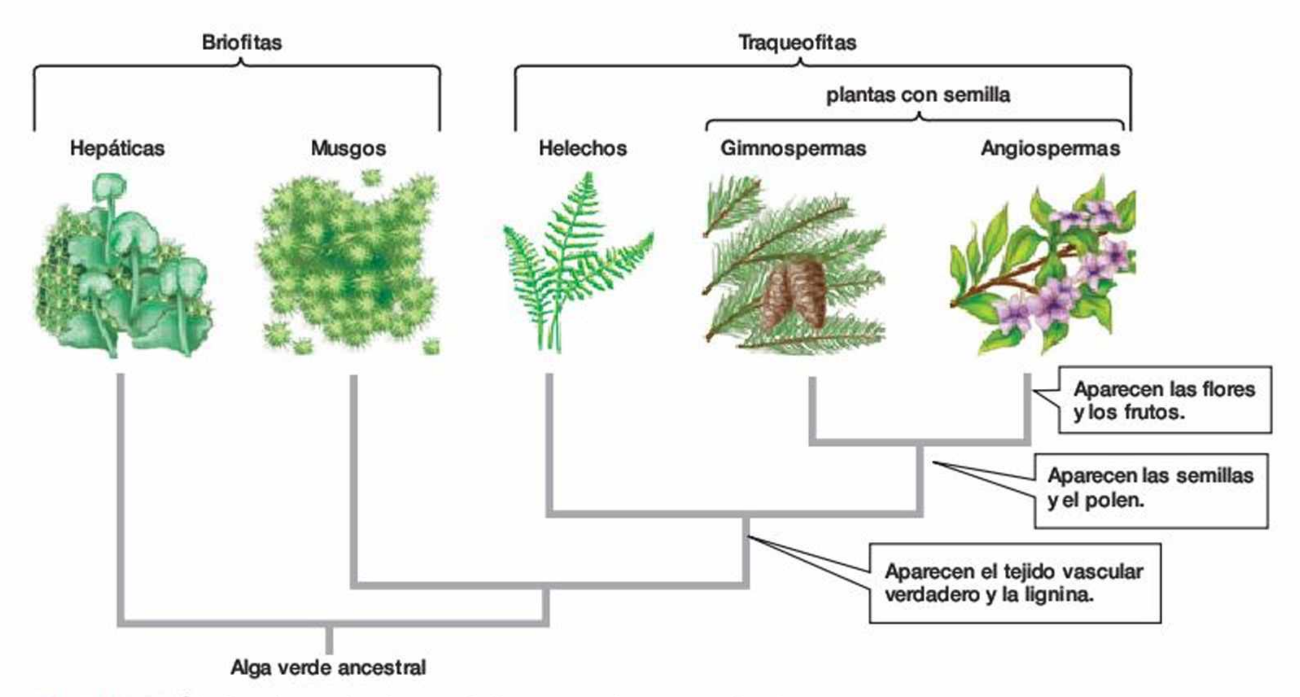


FIGURA 22-2 Árbol evolutivo de algunos de los principales grupos de plantas

les permitieron soportar temperaturas extremas y periodos de sequía. Estas adaptaciones a las dificultades de la vida en el agua dulce fueron el fundamento para que los descendientes de las algas primitivas desarrollaran las características que hicieron posible la vida en el medio terrestre.

22.3 ¿CÓMO SE ADAPTARON LAS PLANTAS A LA VIDA EN LA TIERRA?

La mayoría de las plantas viven en el medio terrestre, lo que representa muchas ventajas para ellas, incluido el libre acceso a la luz solar. El agua, en cambio, habría bloqueado los rayos solares y el acceso a nutrimentos contenidos en las rocas superficiales. Sin embargo, estas ventajas tienen un costo. En el medio terrestre no existe la fuerza de flotación que brinda el agua, el cuerpo de las plantas no está rodeado de una solución de nutrimentos y el aire tiende a secarlas. Además, los gametos (células sexuales) y los cigotos (células sexuales fecundadas) no pueden ser transportados por las corrientes de agua o impulsados por medio de flagelos, como sucede con muchos organismos acuáticos. Como resultado, la vida en el medio terrestre ha favorecido en las plantas la evolución de estructuras que dan sostén al cuerpo y permiten conservar el agua, de los vasos que transportan el agua y los nutrimentos a toda la planta, y de procesos que dispersan los gametos y cigotos por métodos que son independientes del agua.

El cuerpo de las plantas resiste la gravedad y la sequía

Algunas de las principales adaptaciones a la vida en el medio terrestre surgieron en una etapa temprana de la evolución de las plantas; en la actualidad esas características son comunes a prácticamente todas las plantas terrestres, e incluyen las siguientes:

- Raíces o estructuras semejantes a raíces, que anclan la planta y/o absorben agua y nutrimentos del suelo.
- Una **cutícula** cérea que recubre la superficie de hojas y tallos y limita la evaporación de agua.
- Poros llamados **estomas** en las hojas y los tallos, que se abren para permitir el intercambio de gases y se cierran cuando el agua escasea, con el fin de reducir la pérdida de agua por evaporación.

Otras adaptaciones fundamentales tuvieron lugar en etapas más tardías de la transición a la vida terrestre y ahora están muy extendidas, aunque no se presentan en todas las plantas (la mayoría de las plantas no vasculares, un grupo que se describirá más adelante, carecen de ellas):

- Vasos conductores que transportan agua y sales minerales hacia arriba desde las raíces y que llevan los productos de la fotosíntesis de las hojas al resto de la planta.
- La sustancia endurecedora llamada **lignina**, un polímero rígido que impregna los vasos conductores y sostiene el cuerpo de la planta, lo que le permite exponer una máxima área superficial a la luz solar.

Los embriones de las plantas están protegidos y sus células sexuales se dispersan en ausencia de agua

Todas las plantas protegen sus embriones en desarrollo dentro de ciertos tejidos de las plantas progenitoras, pero los grupos de plantas más comunes se caracterizan por tener embriones especialmente bien protegidos y con suficiente cantidad de provisiones, y por dispersar sus células sexuales sin la ayuda del agua. Las adaptaciones fundamentales de estos grupos de plantas son el *polen*, las *semillas* y, en las plantas que florecen, las *flores* y los *frutos*. Las primeras plantas con semilla producían granos de polen microscópicos y secos que permitían que el viento, en vez del agua, transportara los gametos masculinos. Las semillas brindaban protección y alimento a los embriones en desarrollo, así como la posibilidad de una dispersión más eficaz. Más adelante tuvo lugar la evolución de las flores, que atraían a animales polinizadores, capaces de dis-

persar el polen con más precisión que el viento. Por su parte, los frutos atraían a los animales que se alimentaban de ellos y dispersaban en sus heces las semillas que no podían digerir.

22.4 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PLANTAS?

Dos grupos principales de plantas terrestres surgieron a partir de las antiguas algas (tabla 22-1). Uno de ellos, el grupo de las **briofitas** (también conocidas como *plantas no vasculares*), necesita un medio húmedo para reproducirse, por lo que constituye un puente entre la vida acuática y la terrestre, de manera análoga a los anfibios en el reino animal. El otro grupo, el de las plantas **vasculares** (también llamadas *traqueofitas*), ha conseguido colonizar ambientes más secos.

Las briofitas carecen de estructuras de conducción

Las briofitas conservan algunas de las características de las algas que les dieron origen: carecen de raíces, hojas y tallos verdaderos; poseen estructuras de anclaje semejantes a raíces, llamadas *rizoides*, que introducen agua y nutrimentos en el cuerpo de la planta. Las briofitas son no vasculares, pues carecen de estructuras bien desarrolladas para conducir agua y nutrimentos. Por esa razón, dependen de una difusión lenta o de tejidos conductores poco desarrollados para distribuir agua y otros nutrimentos. En consecuencia, el tamaño de su cuerpo es limitado. Otro factor limitante del tamaño corporal es la ausencia de algún agente endurecedor; sin este material, las briofitas no pueden crecer mucho hacia arriba. La mayoría de ellas no alcanzan más de 2.5 centímetros de altura.

Las briofitas incluyen antocerotas, hepáticas y musgos

Las briofitas incluyen tres *fila*: antocerotas, hepáticas y musgos. Las antocerotas y las hepáticas se llaman así por sus formas. Las esporofitas antocerotas generalmente tienen una forma puntiaguda que a los ojos de los observadores simula un cuerno (FIGURA 22-3a). Los gametofitos de ciertas especies de hepáticas tienen forma de lóbulo que recuerda a la forma de un hígado (FIGURA 22-3b). Las antocerotas y las hepáticas abundan en regiones de gran humedad, como los bosques húmedos y cerca de las riberas de arroyos y estanques.

Los musgos son el filum más diverso y abundante de las briofitas (FIGURA 22-3c). Al igual que las antocerotas y las hepáticas, los musgos se encuentran casi siempre en lugares húmedos. Sin embargo, algunos musgos tienen una cubierta impermeable que retiene la humedad evitando la pérdida de agua. Además, muchos de estos musgos también son capaces de sobrevivir a la pérdida de buena parte del agua en sus organismos; se deshidratan y permanecen en estado latente durante periodos de sequía, pero absorben agua y reanudan su crecimiento cuando se restablecen las condiciones de humedad. Tales musgos logran sobrevivir en desiertos, sobre rocas desnudas y en latitudes meridionales donde hay muy poca humedad y el agua líquida escasea durante gran parte del año.

Los musgos del género *Sphagnum* proliferan especialmente en lugares húmedos de las regiones septentrionales alrededor del mundo. En muchos de estos hábitat, el *Sphagnum* es la planta más abundante al formar esteras de gran extensión (FIGURA 22-3d). Puesto que la descomposición es lenta en los climas fríos y estos musgos contienen compuestos que inhiben la proliferación de bacterias, el *Sphagnum* sin vida se descompone muy lentamente. Como resultado, los tejidos de musgos parcialmente descompuestos se acumulan en depósitos que, al cabo de miles de años, llegan a medir varios metros de grosor. Estos depósitos se conocen como turba, que se recolecta para utilizarse como combustible, una práctica que continúa hasta nuestros días en algunas regiones del hemisferio norte. Sin embargo, en la actualidad la turba se recolecta con mayor frecuencia para utilizarse en horticultura. La turba seca puede absorber muchas veces su propio peso en agua, lo

Tabla 22-1 Características de los principales grupos de plantas

Grupo	Subgrupo	Relación entre el esporofito y el gametofito	Transferencia de células reproductoras	Desarrollo embrionario inicial	Dispersión	Estructuras de transporte de agua y nutrimentos
Briofitas		Gametofito dominante: el esporofito se desarrolla a partir del cigoto	El espermatozoide móvil nada hacia la oosfera inmóvil retenida en el gametofito	Se lleva a cabo dentro del arquegonio del gametofito	Esporas haploides arrastradas por el viento	Ausentes
Plantas vasculares	Helechos	Esporofito dominante: se desarrolla a partir del cigoto retenido en el gametofito	El espermatozoide móvil nada hacia la oosfera inmóvil retenida en el gametofito	Se lleva a cabo dentro del arquegonio del gametofito	Esporas haploides arrastradas por el viento	Presentes
	Coníferas	Esporofito dominante: el gametofito microscópico se desarrolla dentro del esporofito	El polen, dispersado por el viento transporta los espermatozoides hasta la oosfera inmóvil en el cono	Se lleva a cabo dentro de una semilla protectora que contiene una provisión de alimento	Semillas que contienen el embrión esporofítico diploide dispersadas por el viento o animales	Presentes
	Plantas con flor	Esporofito dominante: el gametofito microscópico se desarrolla dentro del esporofito	El polen, dispersado por el viento o los animales, lleva espermatozoides a la oosfera inmóvil dentro de la flor	Se lleva a cabo dentro de una semilla protectora que contiene una provisión de alimento; la semilla está encerrada en el fruto	Fruto con semillas que son dispersadas por animales, el viento o el agua	Presentes



FIGURA 22-3 Briofitas
Las plantas que se observan aquí miden menos de un centímetro de altura. ***a)*** Los esporofitos en forma de cuerno de las antocerotas crecen hacia arriba a partir de los arquegonios que se encuentran dentro del cuerpo del gametofito. ***b)*** Las hepáticas crecen en zonas sombreadas y húmedas. Esta es la planta gametofítica hembra, con arquegonios en forma de sombrilla que contienen las oosferas. Los espermatozoides deben subir nadando por los "tallos" en una película de agua para fecundar las oosferas. ***c)*** Plantas de musgo en las que se observan los "tallos" con las cápsulas que contienen las esporas. ***d)*** Esteras del musgo *Sphagnum* cubren las ciénagas en regiones septentrionales. **PREGUNTA: ¿Por qué las briofitas son tan pequeñas?**

que la hace muy útil como abono de la tierra y como material de empaque para transportar plantas vivas.

Las estructuras reproductoras de las briofitas están protegidas

Entre las características de las briofitas que representan adaptaciones a la vida terrestre se cuentan sus estructuras reproductoras protegidas, que evitan que los gametos se sequen. Estas estructuras son de dos tipos: los **arquegonios**, donde se desarrollan las oosferas, y los **anteridios**, donde se forman los espermatozoides (**FIGURA 22-4**). En ciertas especies de briofitas, una misma planta tiene tanto arquegonios como anteridios; en otras especies, cada planta individual es masculina, o bien, femenina.

En todas las briofitas el espermatozoide debe nadar hacia la oosfera —que emite una sustancia química atrayente—, a través de una película de agua. (En el caso de las briofitas que habitan en zonas más secas, su reproducción debe coincidir con la temporada de lluvias). La oosfera fecundada permanece en el arquegonio, donde el embrión crece y madura para convertirse en un pequeño esporofito diploide, que se queda adherido a la planta gametofítica progenitora. En la madurez, el esporofito produce esporas haploides por meiosis dentro de una cápsula. Cuando ésta se abre, las esporas son liberadas

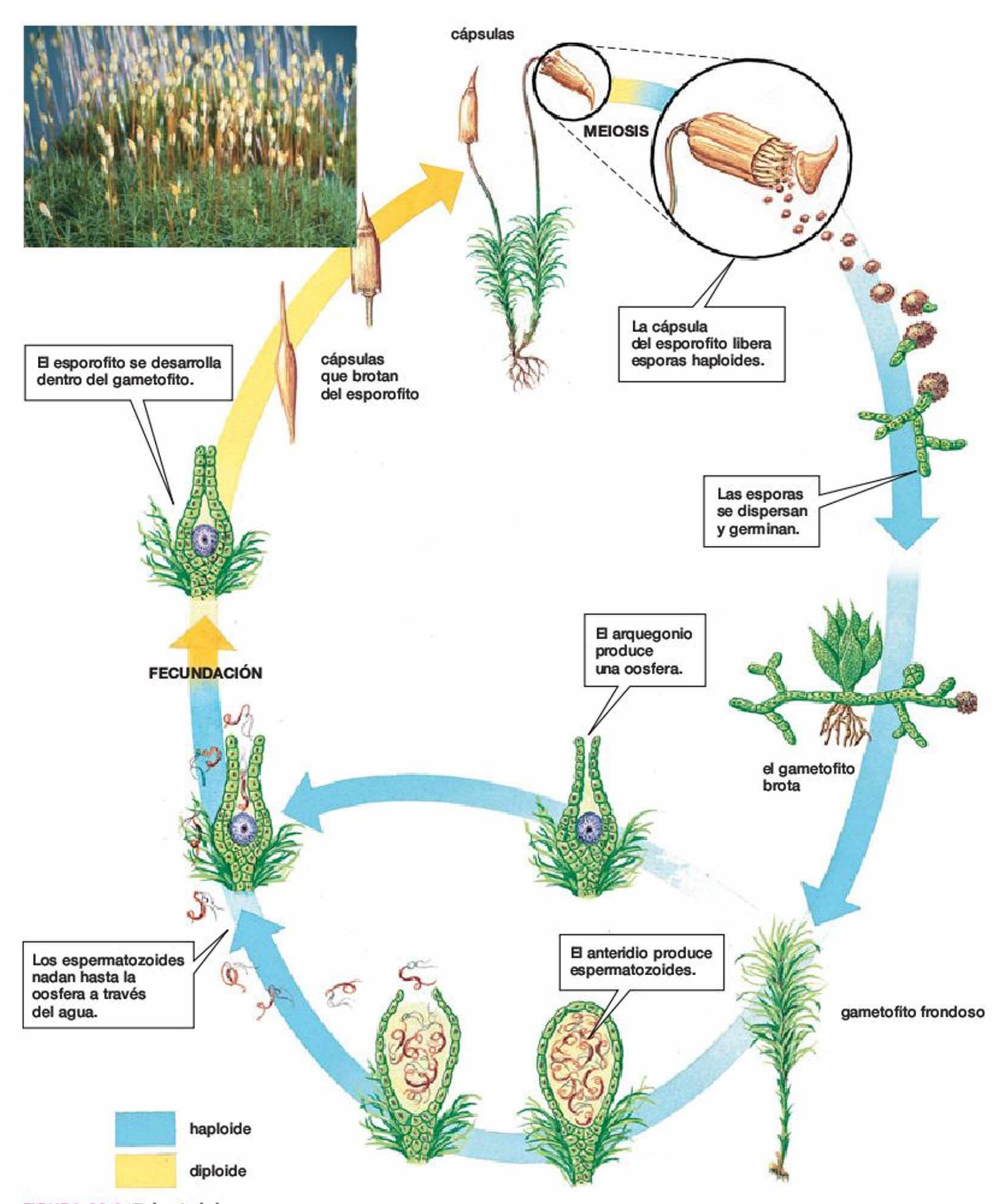


FIGURA 22-4 Ciclo vital de un musgo

El gametofito verde frondoso (abajo a la derecha) es la generación haploide que produce espermatozoides y oosferas. Los espermatozoides deben nadar por una película de agua para llegar a la oosfera. El cigoto se desarrolla hasta convertirse en un esporofito diploide con tallo que emerge de la planta gametofítica. El esporofito tiene como remate una cápsula de color marrón donde se producen esporas haploides por meiosis. Éstas se dispersan y germinan para producir otra generación de gametofitos verdes. (**Imagen en recuadro**) Plantas de musgo. Las plantas verdes, cortas y frondosas son los gametofitos haploides; los tallos de color marrón rojizo son esporofitos diploides.

y dispersadas por el viento. Si una espora cae en un ambiente adecuado, se desarrollará hasta formar otra planta gametofítica haploide.

Las plantas vasculares tienen vasos conductores que también brindan sostén

Las plantas vasculares se distinguen por poseer unos grupos especializados de células conductoras llamadas **vasos**. Los vasos están impregnados de la sustancia endurecedora llamada lignina y desempeñan funciones tanto de sostén como de conducción. Los vasos permiten que las plantas vasculares alcancen mayor altura que las no vasculares, no sólo porque la lignina brinda sostén adicional, sino también porque las células conductoras transportan el agua y los nutrimentos absorbidos por las raíces hacia la parte superior de la planta. Otra diferencia entre las plantas vasculares y las briofitas es que en las primeras, el esporofito diploide es la estructura más grande y notoria; en las plantas no vasculares, el gametofito haploide es más evidente.

Las plantas vasculares se clasifican en dos grupos: las que tienen semillas y las que carecen de ellas.

Las plantas vasculares sin semilla incluyen los licopodios, las colas de caballo y los helechos

Al igual que las briofitas, las plantas vasculares sin semilla tienen espermatozoides que nadan y requieren de un medio acuático para reproducirse. Como indica su nombre, no producen semillas, pues se reproducen mediante esporas. Las plantas actuales sin semilla—licopodios, colas de caballo y helechos—son mucho más pequeñas que sus ancestros, que dominaron el paisaje de nuestro planeta en el periodo carbonífero (que se inició hace unos 350 millones de años y concluyó hace 290 millones de años). En la actualidad quemamos los cuerpos de estas ancestrales plantas vasculares sin semilla —transformados por el calor, la presión y el tiempo— en forma de carbón mineral. Las plantas vasculares sin semilla dominaron alguna vez, pero actualmente son las plantas con semilla, más versátiles, las que ocupan el papel predominante.

Los licopodios y las colas de caballo son pequeños y poco notorios

Los representantes modernos de los licopodios apenas alcanzan unos cuantos centímetros de altura (FIGURA 22-5a). Sus hojas son pequeñas y con apariencia de escamas, semejantes a las estructuras con forma de hojas de los musgos. Los licopodios del género *Lycopodium*, comúnmente conocidos como pinillos, constituyen una hermosa cubierta del suelo en algunos bosques templados de coníferas y plantas caducifolias.

Las colas de caballo modernas pertenecen a un solo género, *Equisetum*, que comprende solamente 15 especies, en su mayoría de menos de un metro de altura (FIGURA 22-5b). El nombre común de cola de caballo se debe a las frondosas ramas de ciertas especies; las hojas se reducen a pequeñísimas escamas sobre las ramas. También se les conoce como "juncos para fregar", porque los primeros colonizadores europeos de América del Norte las usaban para lavar cazuelas y pisos. Todas las especies de *Equisetum* tienen gran cantidad de sílice (vidrio) depositada en su capa celular externa, lo que les confiere una textura abrasiva.

Los helechos tienen hojas anchas y son más diversos

Los helechos, con 12,000 especies, son las plantas vasculares sin semilla más diversas (FIGURA 22-5c). En los trópicos, los helechos arborescentes todavía alcanzan alturas que recuerdan las de sus antepasados del periodo carbonífero (FIGURA 22-5d). Los helechos son las únicas plantas vasculares sin semilla con hojas anchas.

En los helechos, las esporas haploides se producen en estructuras llamadas *esporangios*, que se forman en hojas especiales del esporofito (FIGURA 22-6). El viento dispersa las esporas y éstas dan origen a diminutas plantas gametofíticas haploides que producen espermatozoides y oosferas. La generación gametofítica conserva dos rasgos que recuerdan a las briofitas. En primer lugar, los pequeños gametofitos carecen de vasos conductores; en segundo, al igual que en el caso de las briofitas, el espermatozoide debe nadar por el agua para alcanzar la oosfera.

Las plantas con semilla dominan la Tierra con la ayuda de dos adaptaciones importantes: el polen y las semillas

Las plantas con semilla se distinguen de las briofitas y de las plantas vasculares sin semilla porque producen polen y semillas. Los granos de **polen** son estructuras diminutas que portan las células productoras de espermatozoides y que son dispersadas por el viento o por animales polinizadores, como las abejas. De esta forma, los espermatozoides viajan a través del aire para fecundar las oosferas. Así que la distribución de las plantas con semilla no está limitada por la necesidad de agua como medio para que los espermatozoides naden hasta la oosfera; las plantas con semilla están plenamente adaptadas a la vida en tierra seca.

De forma análoga a lo que sucede en los huevos de aves y reptiles, las **semillas** se componen de una planta embrionaria, una provisión de alimento para el embrión y una cubierta protectora exterior (FIGURA 22-7). La *cubierta de la semilla* mantiene al embrión en un estado de animación suspendida o letargo hasta que las condiciones sean idóneas para el crecimiento. El alimento almacenado sustenta a la planta recién nacida hasta que sus raíces y hojas se desarrollan y es capaz de elaborar su propio alimento mediante fotosíntesis. Algunas semillas poseen adaptaciones complejas que hacen posible su dispersión por medio del viento, el agua y los animales.

En las plantas con semilla, los gametofitos (que producen las células sexuales) son de tamaño diminuto. El gametofito femenino es un pequeño grupo de células haploides que producen una oosfera. El gametofito masculino es el grano de polen.

Las plantas con semilla se agrupan en dos tipos generales: **1.** las *gimnospermas*, que carecen de flores, y **2.** las *angiospermas*, las plantas que dan flores.

Las gimnospermas son plantas con semilla que carecen de flores

Las **gimnospermas** aparecieron antes que las plantas con flor. Las primeras gimnospermas coexitieron con los bosques de plantas vasculares sin semilla que dominaron en el periodo carbonífero. Sin embargo, durante el periodo pérmico que siguió (el cual se inició hace 290 millones de años y concluyó hace 248 millones de años), las gimnospermas fueron el gru-



FIGURA 22-5 Algunas plantas vasculares sin semilla
Las plantas vasculares sin semilla se dan en ambientes boscosos húmedos. ***a)*** Los licopodios (también conocidos como pinillos) crecen en los bosques templados. Este espécimen está liberando esporas. ***b)*** La cola de caballo gigante extiende ramas largas y angostas en una serie de rosetones. Sus hojas se han reducido a escamas insignificantes. A la derecha se observa una estructura cónica formadora de esporas. ***c)*** Las hojas de este helecho del monte brotan de las estructuras con forma de mangos de violín enroscados. ***d)*** Aunque la mayoría de las especies de helechos son pequeñas, algunas, como este árbol de helecho, conservan las enormes dimensiones que eran comunes entre los helechos del periodo carbonífero. **PREGUNTA: En cada una de estas fotografías, la estructura que se observa ¿es un esporofito o un gametofito?**

po predominante de plantas hasta que surgieron las plantas con flores, más de 100 millones de años después. A pesar de su éxito, la mayoría de aquellas primeras gimnospermas ahora están extintas. En la actualidad sobreviven cuatro *fila* de gimnospermas: ginkgos, cicadáceas, gnetofitas y coníferas.

Sólo sobrevive una especie de ginkgo

Los ginkgos probablemente tienen una larga historia evolutiva, y se diseminaron ampliamente durante el periodo jurásico, que comenzó hace 208 millones de años. Sin embargo, en

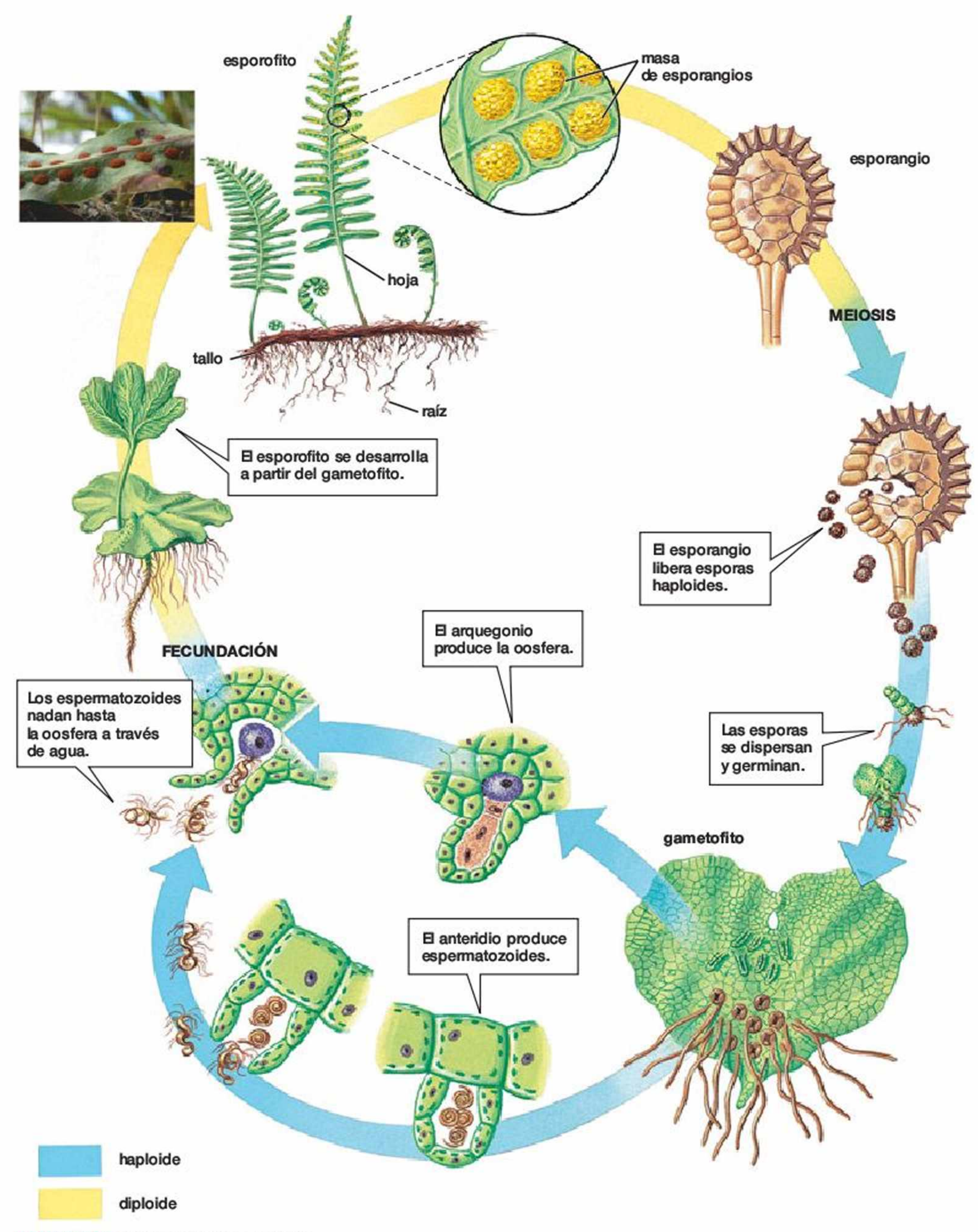
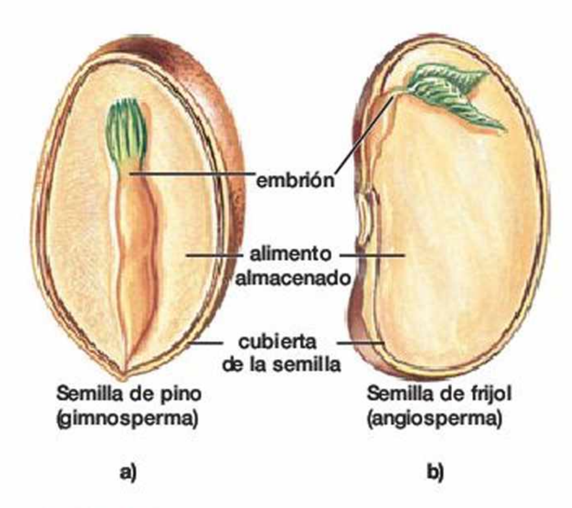


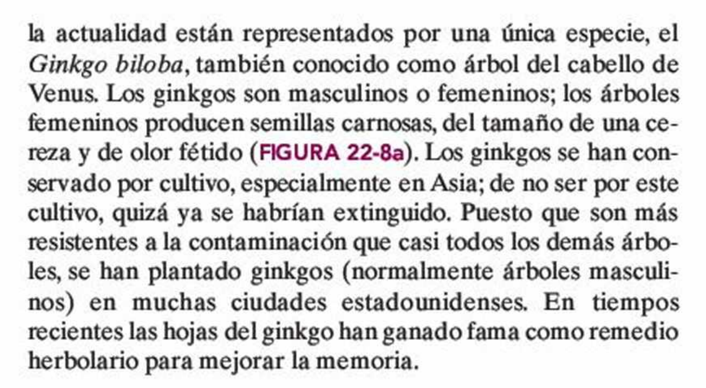
FIGURA 22-6 Ciclo vital de un helecho

El cuerpo de la planta dominante (arriba a la izquierda) es el esporofito diploide. El viento dispersa las esporas haploides —formadas en los esporangios situados en el envés de ciertas hojas—, que germinan en el suelo húmedo del bosque y se transforman en plantas gemetofíticas haploides, las cuales pasan desapercibidas. En la superficie inferior de estos pequeños gametofitos con forma de lámina, los anteridios masculinos y los arquegonios femeninos producen espermatozoides y oosferas. Los espermatozoides deben nadar hasta la oosfera, que permanece en el arquegonio. El cigoto se desarrolla hasta convertirse en una planta esporofítica grande. (**Imagen en recuadro**) Envés de una hoja de helecho, donde se observan grupos de esporangios.




c)


d)


FIGURA 22-7 Semillas
Semillas de ***a)*** una gimnosperma y ***b)*** una angiosperma. Ambas se componen de una planta embrionaria y alimento almacenado encerrado en la cubierta de la semilla. Las semillas presentan diversas adaptaciones con el fin de dispersarse; por ejemplo, ***c)*** las pequeñísimas semillas del diente de león, que flotan en el aire, y ***d)*** las enormes semillas acorazadas (protegidas dentro del fruto) del cocotero, que sobreviven a la inmersión prolongada en agua de mar durante sus travesías por el océano. **PREGUNTA: ¿Podrías mencionar algunas adaptaciones que ayudan a proteger las semillas de la destrucción por parte de los animales que las consumen?**

la actualidad están representados por una única especie, el *Ginkgo biloba*, también conocido como árbol del cabello de Venus. Los ginkgos son masculinos o femeninos; los árboles femeninos producen semillas carnosas, del tamaño de una cereza y de olor fétido (FIGURA 22-8a). Los ginkgos se han conservado por cultivo, especialmente en Asia; de no ser por este cultivo, quizá ya se habrían extinguido. Puesto que son más resistentes a la contaminación que casi todos los demás árboles, se han plantado ginkgos (normalmente árboles masculinos) en muchas ciudades estadounidenses. En tiempos recientes las hojas del ginkgo han ganado fama como remedio herbolario para mejorar la memoria.

Las cicadáceas se restringen a los climas cálidos

Al igual que los ginkgos, las cicadáceas fueron diversas y abundantes durante el periodo jurásico, pero desde entonces sus poblaciones han disminuido. En la actualidad existen aproximadamente 160 especies, la mayoría de las cuales habitan en climas tropicales o subtropicales. Las cicadáceas tienen hojas grandes y finamente divididas; se parecen superficialmente a las palmeras o grandes helechos (FIGURA 22-8b). En su mayoría, las cicadáceas alcanzan aproximadamente un metro de altura, pero algunas especies pueden llegar a medir 20 metros. Las cicadáceas crecen con lentitud y viven largo tiempo; un espécimen australiano tiene una edad estimada de 5000 años.

Los tejidos de las cicadáceas contienen potentes toxinas; a pesar de ello, la gente en algunas partes del mundo utiliza las semillas, tallos y raíces como alimento. Una preparación cuidadosa permite eliminar las toxinas antes de que las plantas se consuman. No obstante, se piensa que las toxinas de las cicadáceas son la causa de problemas neurológicos que se presentan con cierta frecuencia en las poblaciones que consumen estas plantas. Las toxinas de las cicadáceas también pueden dañar al ganado que pasta.

Casi la mitad de todas las especies de cicadáceas se encuentra en peligro de extinción. Las principales amenazas para estas plantas son la destrucción del hábitat, la competencia de nuevas especies y la recolección de los cultivos con fines comerciales. Un espécimen de gran tamaño de una cicadácea poco común llega a venderse en miles de dólares. Como las cicadáceas crecen muy lentamente, la recuperación de las poblaciones en peligro de extinción es incierta.

Las gnetofitas incluyen la Welwitschia

Las gnetofitas incluyen unas 70 especies de arbustos, parras y pequeños árboles. Las hojas de las especies de gnetofitas del género *Ephedra* contienen compuestos alcaloides que actúan en los seres humanos como estimulantes y supresores del apetito. Por esta razón, la *Ephedra* se utiliza ampliamente para aumentar la energía y como un agente para perder peso. Sin embargo, luego de los reportes de muerte súbita entre los consumidores de *Ephedra* y de la publicación de varios estudios que vinculan su consumo con el aumento del riesgo de sufrir problemas cardiacos, la Agencia de Fármacos y Alimentos (Food and Drug Administration, FDA) de Estados Unidos prohibió la venta de productos que contienen *Ephedra*.

La gnetofita *Welwitschia mirabilis* está entre las plantas más distintivas (FIGURA 22-8c). La *Welwitschia*, que se encuentra sólo en los desiertos extremadamente secos del sur de



a)



b)



c)



d)

FIGURA 22-8 Gimnospermas

a) Este ginkgo, o árbol del cabello de Venus, es hembra y tiene semillas carnosas del tamaño de cerezas grandes. ***b)*** Una cicadácea. Estas plantas fueron comunes en la era de los dinosaurios, pero en la actualidad sólo existen unas 160 especies. Al igual que los ginkgos, las cicadáceas tienen diferentes sexos. ***c)*** Las hojas de la gnetofita Welwitschia pueden tener cientos de años. ***d)*** Las hojas en forma de aguja de las coníferas están protegidas por una capa superficial de cera.

África, tiene una raíz primaria que alcanza profundidades de hasta 30 metros por debajo del nivel del suelo. Sobre la superficie, la planta tiene un tallo fibroso. Dos (y sólo dos) hojas crecen a partir del tallo y jamás son sustituidas por otras, sino que permanecen en la planta durante toda la vida de ésta, que puede llegar a ser muy larga. La *Welwitschia* más antigua tiene más de 2000 años, y el ciclo vital típico de uno de estos ejemplares dura unos 1000 años. Las hojas en forma de tira continúan creciendo durante todo ese tiempo, por lo que se extienden profusamente sobre el suelo. Las porciones más antiguas de las hojas, azotadas por el viento durante siglos, a menudo se rompen, lo que confiere a la planta su característica apariencia retorcida y raída.

Las coníferas están adaptadas a climas fríos

Aunque los otros *fila* de las gimnospermas han reducido drásticamente su prominencia de otros tiempos, las **coníferas** aún dominan vastas zonas de nuestro planeta. Las coníferas, que incluyen los pinos, los abetos, las píceas, las cicutas y los cipreses, son más abundantes en las frías latitudes septentrionales y a grandes alturas, donde las condiciones son de clima seco. En estas regiones la lluvia es escasa y, además, el agua del suelo permanece congelada y no se encuentra disponible durante los largos inviernos.

Las coníferas se han adaptado a condiciones de frío y sequedad de diversas formas. En primer lugar, las coníferas conservan sus hojas verdes durante todo el año, lo que les permite continuar fotosintetizando y creciendo lentamente en épocas en que casi todas las demás plantas se aletargan. Por esta razón, suele describirse a las coníferas como plantas perennifolias. En segundo lugar, las hojas de las coníferas son en realidad agujas delgadas cubiertas con una cutícula gruesa cuya reducida superficie impermeable reduce al mínimo la evaporación (FIGURA 22-8d). Por último, la savia de las coníferas contiene un "anticongelante" que les permite continuar transportando nutrimentos a temperaturas por debajo del punto de congelación. Esta sustancia les confiere su fragante aroma "a pino".

Las semillas de las coníferas se desarrollan en conos

La reproducción es similar en todas las coníferas, así que examinaremos el ciclo reproductivo del pino (FIGURA 22-9). El árbol mismo es el esporofito diploide, en el que se desarrollan conos tanto masculinos como femeninos. Los conos masculinos son relativamente pequeños (normalmente de unos dos centímetros o menos) y de estructura delicada; durante la temporada reproductiva liberan nubes de polen y luego se desintegran. Estas nubes de polen son inmensas; inevitablemen-

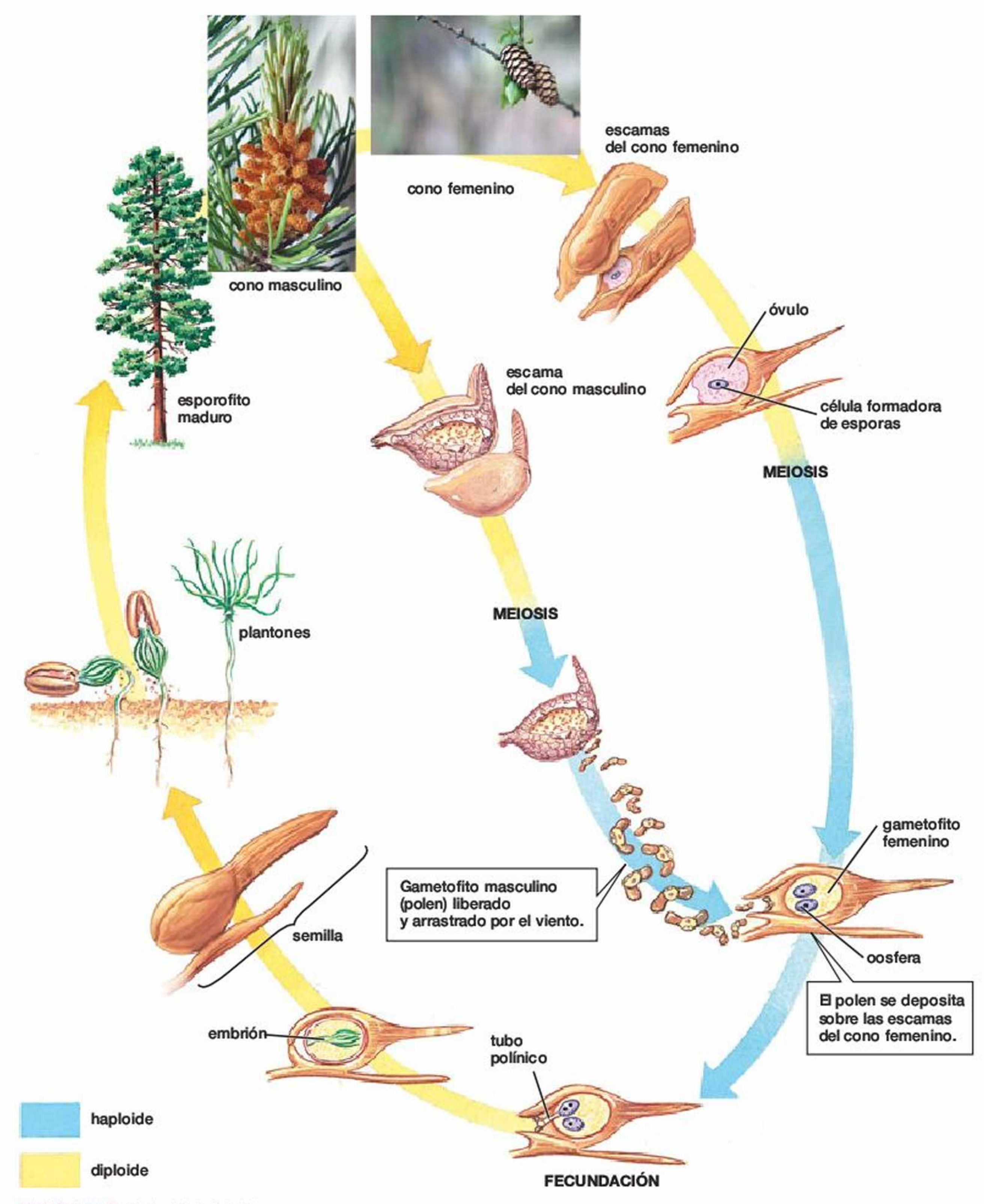


FIGURA 22-9 **Ciclo vital del pino**

El pino es la generación esporofítica (arriba a la izquierda) que posee conos tanto masculinos como femeninos. Los gametofitos haploides femeninos se desarrollan dentro de las escamas de los conos femeninos y producen oosferas. Los conos masculinos producen polen, es decir, gametofitos masculinos. Un grano de polen, dispersado por el viento, se deposita en las escamas de un cono femenino. Del grano de polen crece un tubo polínico que penetra en el gametofito femenino y conduce los espermatozoides hacia la oosfera. La oosfera fecundada se transforma en una planta embrionaria encerrada en una semilla. Finalmente, la semilla se desprende del cono, germina y crece hasta convertirse en un árbol esporofítico.

te, algunos granos de polen se depositan de manera fortuita sobre un cono femenino.

Cada cono femenino consiste en una serie de escamas leñosas dispuestas en espiral en torno a un eje central. En la base de cada escama hay dos **óvulos** (semillas inmaduras), en cuyo interior se forman células esporíferas diploides que experimentan meiosis para formar gametofitos femeninos haploides. Estos gametofitos se desarrollan y producen oosferas. Si un grano de polen proveniente de un cono masculino cae en las cercanías, envía un tubo polínico que se introduce poco a poco en el gametofito femenino. Al cabo de casi 14 meses, el tubo alcanza finalmente la oosfera y libera al espermatozoide que la fecunda. La oosfera fecundada queda encerrada en una semilla a medida que se desarrolla hasta formar una pequeñísima planta embrionaria. La semilla queda en libertad cuando el cono madura y sus escamas se separan.

Las angiospermas son plantas con semilla que dan flores

Las plantas con flor modernas, o **angiospermas**, han dominado la Tierra durante más de 100 millones de años. Este grupo es increíblemente variado, con más de 230,000 especies. El tamaño de las angiospermas fluctúa desde la diminuta lenteja de agua (**FIGURA 22-10a**) hasta el imponente árbol de eucalipto (**FIGURA 22-10b**), de más de 100 metros de altura. Desde el cactus del desierto hasta las orquídeas tropicales, los pastos y el muérdago parásito, las angiospermas dominan el reino vegetal.

Las flores atraen a los polinizadores

Tres adaptaciones principales han contribuido al enorme éxito de las angiospermas: las flores, los frutos y las hojas anchas. Las **flores**, que son las estructuras en donde se forman los gametofitos tanto masculinos como femeninos, tal vez surgieron cuando una gimnosperma ancestral formó una asociación con animales (probablemente insectos) que transportaban su polen de una planta a otra. Según esta hipótesis, la relación entre estas antiguas gimnospermas y sus polinizadores animales fue tan provechosa, que la selección natural favoreció la evolución de vistosas flores que anunciaban la presencia de polen a los insectos y otros animales (**FIGURA 22-10b, e**). Los animales se beneficiaban al comer parte del polen, rico en proteína, en tanto que las plantas se beneficiaban del transporte involuntario de polen de una a otra por parte de los animales. Con esta ayuda, las plantas con flor ya no necesitaban producir cantidades enormes de polen y depender de los caprichosos vientos para asegurar la fecundación. Sin embargo, también existen muchas angiospermas que se polinizan a través del viento (**FIGURA 22-10c, d**).

En el ciclo vital de las angiospermas (**FIGURA 22-11**), las flores se desarrollan en la planta esporofítica dominante. Los gametofitos masculinos (polen) se forman en el interior de una estructura denominada *antera;* el gametofito femenino se desarrolla a partir de un óvulo, dentro de la parte de la flor conocida como *ovario.* La oosfera, por su parte, se desarrolla en el interior del gametofito femenino. Se produce la fecundación cuando el polen forma un tubo a través del *estigma,* una estructura pegajosa de la flor que atrapa el polen, y perfora para alcanzar el interior del óvulo, donde el cigoto se desarrolla hasta convertirse en un embrión encerrado en una semilla que se forma a partir del óvulo.

Los frutos propician la dispersión de las semillas

El ovario, que envuelve a la semilla de una angiosperma, madura hasta transformarse en un **fruto**, la segunda adaptación que ha contribuido al éxito de estas plantas. Así como las flores atraen a los animales para que transporten polen, también muchos frutos los tientan para que dispersen las semillas. Si un animal come un fruto, muchas de las semillas que éste contiene recorren el tubo digestivo del animal sin sufrir daño, para después caer, con suerte, en un lugar idóneo para su germinación. Sin embargo, no todos los frutos dependen de su carácter comestible para dispersarse. Como bien lo saben los dueños de perros, por ejemplo, ciertos frutos, llamados *abrojos,* se dispersan aferrándose al pelaje de los animales. Otros, como los frutos de los arces, por ejemplo, desarrollan alas que transportan la semilla por el aire. La variedad de mecanismos de dispersión que han desarrollado los diversos frutos ayuda a las angiospermas a invadir prácticamente todos los hábitat terrestres posibles.

Las hojas anchas captan más luz solar

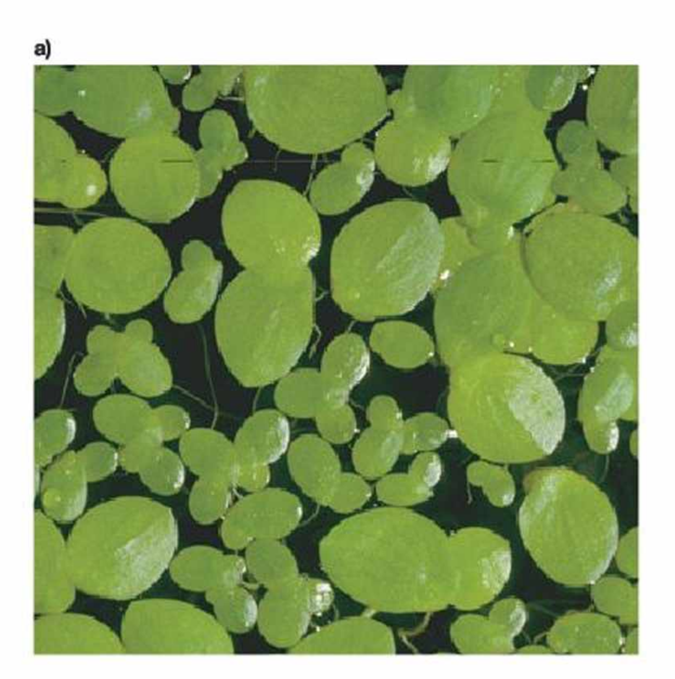
Una tercera característica que confiere a las angiospermas una ventaja adaptativa en climas más cálidos y húmedos la constituyen las hojas anchas. Cuando hay agua en abundancia, como ocurre durante la temporada calurosa de crecimiento en los climas templados y tropicales, las hojas anchas representan una ventaja porque captan más luz solar para la fotosíntesis. En regiones donde las condiciones de crecimiento varían con las estaciones, muchos árboles y arbustos pierden sus hojas durante los periodos de escasez de agua porque así se reduce la pérdida de ésta por evaporación. En los climas templados estos periodos se presentan en otoño e invierno, época en que prácticamente todos los árboles y arbustos angiospermos de estos climas pierden sus hojas. En las regiones tropicales y subtropicales casi todas las angiospermas son perennifolias, pero las especies que habitan en ciertos climas tropicales, donde es común que haya periodos de sequía, pueden perder sus hojas para conservar el agua durante la estación seca.

Las ventajas de las hojas anchas tienen ciertos costos evolutivos. En particular, las hojas tiernas y anchas son mucho más atractivas para los herbívoros que las agujas duras y céreas de las coníferas. En consecuencia, las angiospermas han creado diversas defensas contra los mamíferos e insectos herbívoros. Estas adaptaciones incluyen defensas físicas como pinchos, espinas y resinas que endurecen las hojas. Pero la lucha evolutiva por la supervivencia también ha dado origen a una multitud de defensas químicas, esto es, compuestos que hacen a la planta tóxica o desagradable para los depredadores potenciales. Muchos de los compuestos que constituyen la defensa química tienen propiedades que los seres humanos hemos explotado con fines medicinales y culinarios. Medicamentos como la aspirina y la codeína, estimulantes como la nicotina y la cafeína, y condimentos como la mostaza y la menta, provienen de plantas angiospermas.

Las plantas que evolucionaron más recientemente tienen gametofitos más pequeños

La historia evolutiva de las plantas ha estado marcada por la tendencia de que la generación esporofítica se vuelva cada vez más prominente y la longevidad y el tamaño de la genera-

a)



c)



d)



b)



e)



FIGURA 22-10 Angiospermas

a) La angiosperma más pequeña es la lenteja de agua que flota en los estanques. Estos especímenes miden alrededor de 3 milímetros de diámetro. ***b)*** Las angiospermas más grandes son los eucaliptos, que alcanzan hasta más de 100 metros de altura. Tanto ***c)*** los pastos como muchos árboles, por ejemplo, ***d)*** este abedul, cuyas flores se muestran como botones (verdes) y en floración (marrón) tienen flores que pasan desapercibidas y dependen del viento para la polinización. Las flores, como las de ***e)*** esta hierba de la mariposa y del eucalipto (**imagen en recuadro de la parte b**), atraen insectos y otros animales que transportan polen entre las plantas individuales. **EJERCICIO: Elabora una lista de las ventajas y desventajas de la polinización a través del viento. Haz lo mismo para la polinización por medio de animales. ¿Por qué ambos tipos de polinización persisten entre las angiospermas?**

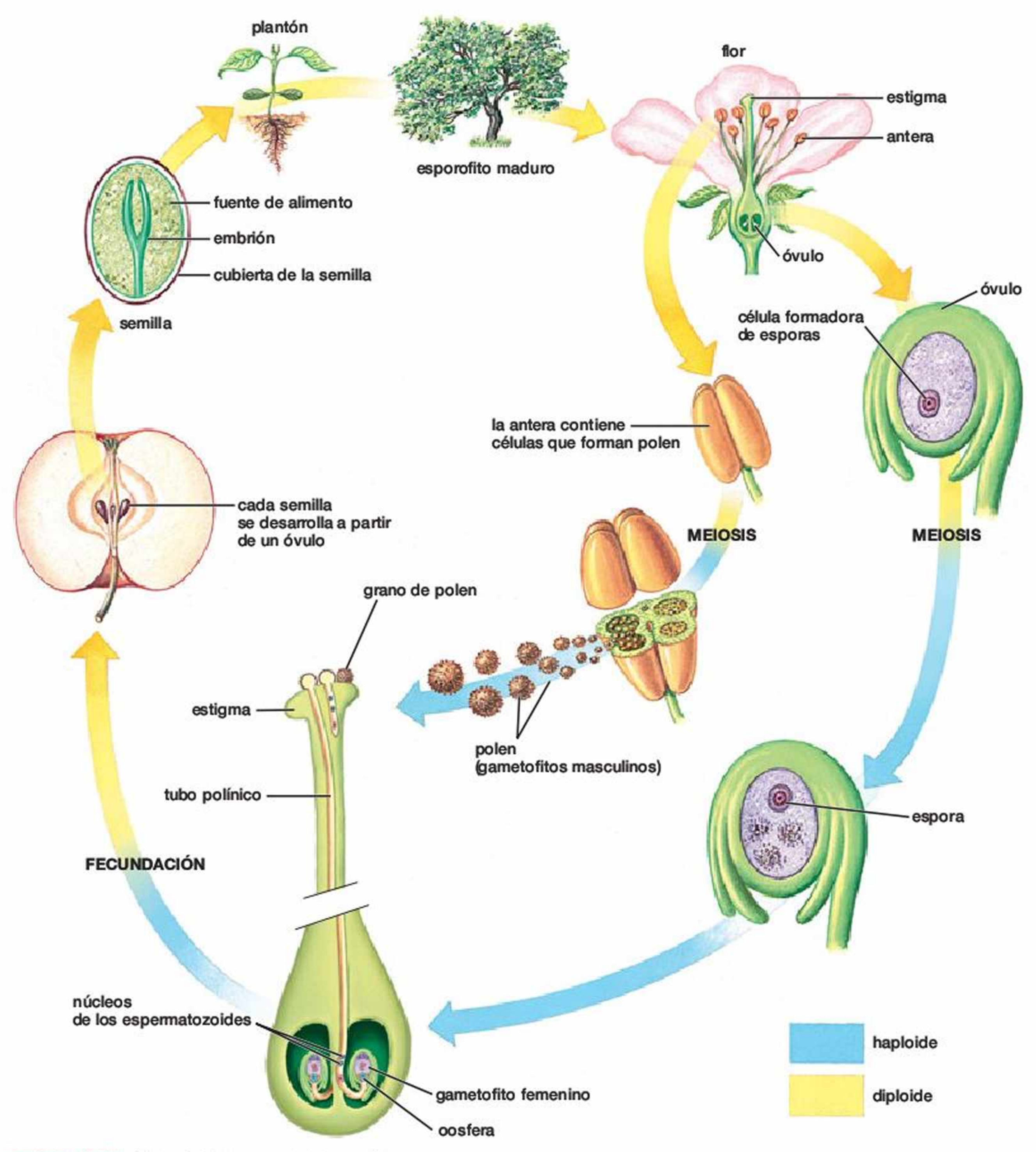


FIGURA 22-11 Ciclo vital de una planta con flor
El cuerpo de la planta dominante (arriba a la derecha) es el esporofito diploide, cuyas flores producen normalmente gametofitos tanto masculinos como femeninos. Los gametofitos masculinos (granos de polen) se producen dentro de las anteras. El gametofito femenino se desarrolla a partir de una espora en el interior del óvulo y contiene una oosfera. Un grano de polen que cae dentro de un estigma forma un tubo polínico que baja hacia el óvulo y llega al gametofito femenino. Ahí libera sus espermatozoides, uno de los cuales se une con la oosfera para formar un cigoto. El óvulo da origen a la semilla, que contiene el embrión en desarrollo y constituye su fuente de alimento. La semilla se dispersa, germina y se desarrolla hasta convertirse en un esporofito maduro.

ción gametofítica se reduzcan (véase la tabla 22-1). Por eso se cree que las primeras plantas eran similares a las plantas no vasculares de la actualidad, las cuales tienen un esporofito más pequeño en comparación con el gametofito y que permanece unido a éste. En contraste, las plantas que se originaron tiempo después, como los helechos y otras plantas vasculares sin semilla, desarrollaron un ciclo de vida en el que el esporofito es dominante y el gametofito es una planta independiente y de menor tamaño. Por último, en el grupo de plantas que se originó más recientemente, las plantas con semilla, los gametofitos son microscópicos y apenas reconocibles como una generación alterna. Sin embargo, estos diminutos gametofitos aún producen oosferas y espermatozoides que se unen para formar el cigoto, el cual se desarrolla hasta formar un esporofito diploide.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO LA REINA DE LOS PARÁSITOS

Las aproximadamente 17 especies de plantas parásitas del género *Rafflesia*, que incluyen la *Rafflesia arnoldii*, habitan en los bosques húmedos del sureste asiático, un hábitat que está desapareciendo rápidamente conforme se talan las selvas para ceder paso a la agricultura y el desarrollo económico. La zona geográfica donde crece la *Rafflesia arnoldii* está limitada a las reducidas selvas de la península de Malasia y las islas de Borneo y Sumatra, en Indonesia; la especie es escasa y está en peligro de extinción. El gobierno de Indonesia ha establecido algunos parques y reservas para proteger a la *Rafflesia arnoldii*, pero, como sucede con frecuencia en los países en desarrollo, un bosque o una selva protegida en el papel es vulnerable en la realidad. Tal vez la mayor esperanza para la supervivencia de la *Rafflesia* de mayor tamaño sea la toma de conciencia por parte de los residentes rurales de Sumatra y Borneo de que las espectaculares flores de olor pútrido atraen a turistas interesados. En el marco de un innovador programa de conservación, que pretende aprovechar su potencial para el ecoturismo, los pobladores que viven cerca de las *Rafflesia arnoldii* se han convertido en los mejores cuidadores de esas plantas. A cambio de cuidar estas plantas, pueden cobrar una módica tarifa a los curiosos visitantes. Los pobladores reciben un incentivo económico para proteger esta extraña planta parasitaria.

Piensa en esto Un estilo de vida parasitario es inusual entre las plantas, pero es una modalidad que, de hecho, se presenta. Quince familias diferentes de plantas incluyen especies parasitarias, y los sistemáticos estiman que el parasitismo ha evolucionado por lo menos en nueve ocasiones a lo largo de la historia evolutiva de las plantas. ¿Por qué a pesar de los obvios beneficios de la fotosíntesis, el parasitismo (que a menudo va acompañado de una pérdida de la capacidad fotosintética) evolucionó repetidamente en las plantas que realizan fotosíntesis?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

22.1 ¿Cuáles son las principales características de las plantas?

El reino Plantae se compone de organismos eucarióticos multicelulares fotosintéticos. A diferencia de sus parientes, las algas verdes, las plantas desarrollan embriones multicelulares y dependientes y presentan una alternancia de generaciones, en la que una generación gametofítica haploide se alterna con una generación esporofítica diploide. Las plantas desempeñan un papel ecológico clave, al captar energía y ponerla a disposición de los habitantes de los ecosistemas terrestres, reabasteciendo el oxígeno atmosférico y creando y estabilizando los suelos.

22.2 ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas?

Protistas fotosintéticos, probablemente algas verdes, dieron origen a las primeras plantas. Las plantas primitivas eran probablemente semejantes a las algas verdes multicelulares modernas, que tienen pigmentos fotosintéticos, moléculas de almidón y componentes de pared celular similares a los de las plantas, incluida la celulosa. La vida en aguas dulces de las algas verdes pudo haberlas dotado de cualidades que permitieron a sus descendientes invadir la tierra.

22.3 ¿Cómo se adaptaron las plantas a la vida en la tierra?

Las plantas también presentan diversas adaptaciones a la vida terrestre: raíces para anclarse a tierra y que les permiten absorber agua y nutrimentos; una cutícula cerosa para reducir la pérdida de agua a través de la evaporación; estomas que permiten el intercambio gaseoso cuando se abren y que evitan la pérdida de agua al cerrarse; vasos conductores para transportar agua y nutrimentos por toda la planta, y una sustancia endurecedora, llamada lignina, para impregnar los vasos y brindar soporte al cuerpo de la planta.

Las estructuras reproductoras de las plantas que viven en tierra incluyen un gametofito masculino reducido (el polen), el cual permite que el viento tome el lugar del agua para transportar los espermatozoides hacia las oosferas; semillas que nutren, protegen y ayudan a dispersar los embriones en desarrollo; flores que atraen a los animales, los cuales se encargan de transportar el polen de manera más precisa y eficiente que el viento, y los frutos, que tientan a los animales para dispersar las semillas.

Web tutorial 21.1 Adaptaciones en la evolución de las plantas

22.4 ¿Cuáles son los principales grupos de plantas?

De las primitivas algas ancestrales surgieron dos grupos principales de plantas: las briofitas y las plantas vasculares. Las briofitas, que incluyen las hepáticas y los musgos, son plantas terrestres pequeñas y simples que carecen de vasos conductores. Aunque algunas se han adaptado a regiones secas, la mayoría vive en ambientes húmedos. Para reproducirse, las briofitas necesitan agua en la que puedan nadar los espermatozoides para alcanzar la oosfera.

En las plantas vasculares, un sistema de vasos, que debe su rigidez a la lignina, conduce el agua y los nutrimentos absorbidos por las raíces hasta las partes superiores de la planta, además de sostener su cuerpo. Gracias a este sistema de sostén, las plantas vasculares sin semilla, que comprenden los licopodios, las colas de caballo y los helechos, crecen hasta alcanzar mayores dimensiones que las briofitas. Al igual que en estas últimas, los espermatozoides de las plantas vasculares sin semilla deben nadar hasta la oosfera para llevar a cabo la reproducción sexual, y el gametofito carece de vasos conductores.

Las plantas vasculares con semilla presentan otras dos características adaptativas importantes: el polen y las semillas. Las plantas con semilla se clasifican en dos categorías: gimnospermas y angiospermas. Las primeras comprenden los ginkgos, las cicadáceas, las gnetofitas y las coníferas, estas últimas de gran éxito. Todas ellas fueron las primeras plantas terrestres producto de la evolución. Su éxito en tierra seca se debe en parte a la transformación evolutiva del gametofito masculino en el grano de polen. El polen protege y transporta el gameto masculino, con lo que se elimina la necesidad de que el espermatozoide nade hasta la oosfera. La semilla, una estructura protectora latente que contiene un embrión y una provisión de alimento, es una segunda adaptación importante que contribuye al éxito de las plantas con semilla.

Actualmente, las angiospermas, esto es, las plantas con flores, predominan en gran parte del medio terrestre. Además del polen y las semillas, las angiospermas también producen flores y frutos. La flor permite a las angiospermas valerse de los animales como polinizadores. En contraste con el viento, en ciertos casos, los animales transportan el polen más lejos y con mayor precisión y menos desperdicio. Los frutos atraen a consumidores animales, que accidentalmente dispersan las semillas en sus heces.

En general, la tendencia evolutiva es hacia la reducción del gametofito haploide, que es dominante en las briofitas, pero microscópico en las plantas con semilla.

Web tutorial 21.2 Ciclo de vida de un helecho

TÉRMINOS CLAVE

alternancia de generaciones *pág. 434*
angiosperma *pág. 446*
anteridio *pág. 438*
arquegonio *pág. 438*
briofita *pág. 437*
cigoto *pág. 434*
conífera *pág. 444*
cutícula *pág. 436*
esporofito *pág. 434*
estomas *pág. 436*
flor *pág. 446*
fruto *pág. 446*
gametofito *pág. 434*
gimnosperma *pág. 440*
lignina *pág. 436*
óvulo *pág. 446*
polen *pág. 440*
semilla *pág. 440*
vascular *pág. 437*
vaso *pág. 440*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. ¿Qué significa la expresión "alternancia de generaciones"? ¿De cuáles dos generaciones se trata? ¿Cómo se reproduce cada una de ellas?
2. Explica los cambios evolutivos en la reproducción de las plantas que les permitieron adaptarse a ambientes cada vez más secos.
3. Describe las tendencias evolutivas de los ciclos vitales de las plantas. Pon especial énfasis en el tamaño relativo del gametofito y el esporofito.
4. ¿De qué grupo de algas surgieron probablemente las plantas verdes? Explica las evidencias que respaldan esta hipótesis.
5. Menciona las adaptaciones estructurales que fueron necesarias para que las plantas invadieran la tierra seca. ¿Con cuáles de estas adaptaciones cuentan las briofitas? ¿Y los helechos? ¿Y las gimnospermas y angiospermas?
6. El número de especies de plantas con flor es mayor que el número de especies del resto del reino vegetal. ¿A qué características se debe el enorme éxito de las angiospermas? Explica por qué.
7. Menciona las adaptaciones de las gimnospermas que les han ayudado a llegar a convertirse en los árboles predominantes en los climas fríos y secos.
8. ¿Qué es un grano de polen? ¿Cómo ha ayudado a las plantas a colonizar la tierra seca?
9. La mayoría de las plantas tienen semilla. ¿Qué ventaja ofrece la semilla? ¿Cómo satisfacen las plantas sin semillas las necesidades que cubren estas últimas?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Supongamos que eres un genetista que trabaja para una empresa especializada en biotecnología vegetal. Describe qué partes *específicas* (frutos, semillas, tallos, raíces, etcétera) de las siguientes plantas intentarías alterar mediante ingeniería genética, qué cambios tratarías de hacer y por qué: ***a)*** el maíz, ***b)*** los tomates, ***c)*** el trigo y ***d)*** los aguacates.
2. Antes de la creación de fármacos sintéticos, más del 80 por ciento de todos los medicamentos eran de origen vegetal. Aún en la actualidad, las tribus indígenas de las remotas selvas tropicales amazónicas son capaces de recomendar al menos un producto vegetal para tratar prácticamente cualquier padecimiento. También en China se practica extensamente y con gran éxito la medicina herbolaria. La mayoría de estos fármacos son desconocidos en el mundo occidental. Pero los bosques de los que se obtiene gran parte de este material vegetal están siendo talados para destinar las tierras a la agricultura. Estamos en peligro de perder muchos de estos posibles fármacos antes de descubrirlos siquiera. ¿Qué medidas sugerirías para conservar estos recursos naturales, sin impedir al mismo tiempo a los países dirigir su propio desarrollo económico?
3. Sólo unos pocos centenares de los cientos de miles de especies del reino vegetal se han domesticado para uso humano. Un ejemplo es la almendra. La almendra doméstica es nutritiva e inocua; en cambio, su precursora silvestre produce intoxicación por cianuro. El roble elabora semillas (bellotas) potencialmente nutritivas que contienen taninos de sabor muy amargo. Si pudiéramos eliminar por cultivo los taninos de las bellotas, éstas podrían llegar a ser un manjar. ¿A qué crees que se deba el hecho de que no hayamos conseguido domesticar los robles?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Diamond, J. "How to Tame a Wild Plant". *Discover*, septiembre de 1994. Las plantas cultivadas tienen propiedades ecológicas y genéticas que las hacen apropiadas para la agricultura.

Joyce, C. *Earthly Goods: Medicine-Hunting in the Rainforest*. Boston: Little, Brown, 1994. La ciencia y la aventura se combinan en este relato acerca de la búsqueda de nuevos medicamentos y sobre las personas que se dan a esa tarea.

Kaufman, P. B. *Plants their Biology and Importance*. Nueva York: Harper & Row, 1989. Una cobertura completa y de fácil lectura sobre diversos aspectos de la taxonomía, fisiología y evolución de las plantas.

McClintock, J. "The Life, Death, and Life of a Tree". *Discover*, mayo de 2002. El autor describe la biología de las majestuosas secuoyas de California y la amenaza que enfrentan por la codicia de la humanidad.

Milot, V. "Blueprint for Conserving Plant Diversity". *BioScience*, junio de 1989. Señala la importancia de preservar la diversidad genética en las especies de plantas en peligro de extinción.

Pollan, M. *The Botany of Desire*. Nueva York: Random House, 2001. Un libro muy bien escrito sobre la relación de beneficio mutuo entre los humanos y las plantas.

Russel, S. A. *Anatomy of a Rose: Exploring the Secret Life of Flowers*. Nueva York, 2001. Una exploración elegante y bellamente narrada de la biología y la influencia de las flores en los seres humanos.

CAPÍTULO

23 Diversidad animal I: Invertebrados



El calamar gigante es el animal invertebrado más grande de la Tierra, pero nuestra única observación de un calamar gigante vivo en su hábitat natural se reduce a un breve video.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Búsqueda de un monstruo marino

23.1 ¿Cuáles son las principales características de los animales?

23.2 ¿Qué características anatómicas marcan los puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales?

La carencia de tejidos separados distingue a las esponjas de todos los demás animales

Los animales con tejidos presentan simetría ya sea radial o bilateral

La mayoría de los animales bilaterales tienen cavidades corporales

Los organismos bilaterales se desarrollan en una de dos formas

Los protostomados incluyen dos líneas evolutivas distintas

23.3 ¿Cuáles son los principales fila de animales?

Las esponjas tienen un cuerpo simple

Los cnidarios son depredadores bien armados

Los gusanos planos tienen órganos pero carecen de sistemas respiratorio y circulatorio

Los anélidos están formados por segmentos idénticos

La mayoría de los moluscos tienen conchas

Enlaces con la vida: Ayudantes de cirujanos

Los artrópodos son los animales que dominan la Tierra

Los gusanos redondos abundan y en su mayoría son diminutos

Los equinodermos tienen un esqueleto de carbonato de calcio

Los cordados incluyen a los vertebrados

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Búsqueda de un monstruo marino



ESTUDIO DE CASO BÚSQUEDA DE UN MONSTRUO MARINO

TODO EL MUNDO SE SIENTE ATRAÍDO POR EL MISTERIO, y uno en el que intervenga un temible depredador gigante, es aún más atractivo. Consideremos el calamar gigante, *Architeuthis*, que es el animal invertebrado más grande del mundo, ya que alcanza longitudes de 18 metros o más. Cada uno de sus enormes ojos, los más grandes del reino animal, puede llegar a ser tan grande como una cabeza humana. Sus 10 tentáculos, dos de los cuales son más largos que los demás, están cubiertos de potentes ventosas, las cuales contienen afilados ganchos semejantes a garras que le sirven para sujetar mejor la presa y llevársela a la boca, donde un pico dotado de fuertes músculos la desgarra. El calamar gigante es uno de los organismos más imponentes del planeta y, sin embargo, no hay ninguna información respecto de sus hábitos y modo de vida. ¿Qué come? ¿Nada con la cabeza levantada o dirigida hacia abajo? ¿Cómo se aparea? ¿Vive solo o en grupos? Incluso estas preguntas tan fundamentales acerca del comportamiento del calamar gigante aún permanecen sin respuesta, porque lo único que conocemos acerca del calamar gigante en su hábitat natural es lo que se ha observado a través de un video de corta duración.

Nuestro limitado conocimiento científico acerca del calamar gigante proviene en su totalidad de especímenes que se han hallado ya muertos o moribundos, arrojados a las playas por el oleaje, atrapados en las redes de los pescadores o en los estómagos de cachalotes (los cuales consumen cantidades enormes de calamares, entre los que ocasionalmente se encuentran algunos calamares gigantes). Se ha recabado información de más de 200 de estos especímenes a lo largo del siglo pasado, así como descripciones por escrito de cadáveres de calamares del siglo XVI. Los calamares vivos, no obstante, siguen siendo esquivos porque habitan en aguas oceánicas profundas, lejos del alcance de los buzos.

Clyde Roper, un biólogo del Instituto Smithsoniano, ha dedicado gran parte de su vida profesional a localizar y estudiar a los calamares gigantes en su hábitat. Al final de este capítulo hablaremos de algunos de los métodos de búsqueda submarina del doctor Roper, después de examinar la extraordinaria diversidad de los animales invertebrados.

23.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS ANIMALES?

Es difícil formular una definición concisa del término "animal". No hay un rasgo individual que caracterice a todos los animales, así que definiremos el grupo con base en una lista de características. Ninguna de ellas es exclusiva de los animales pero, en conjunto, permiten distinguirlos de los miembros de otros reinos:

- Los animales son multicelulares.
- Los animales obtienen su energía consumiendo el cuerpo de otros organismos.
- Por lo regular, se reproducen sexualmente. Aunque las especies animales presentan una enorme diversidad de estilos de reproducción, casi todos son capaces de llevar a cabo la reproducción sexual.
- Las células animales carecen de pared celular.
- Los animales tienen motilidad (pueden trasladarse) durante alguna etapa de su vida. Incluso las esponjas estacionarias tienen una etapa *larvaria* (una forma juvenil) durante la que nadan libremente.
- La mayoría de los animales pueden responder rápidamente a los estímulos externos como resultado de la actividad de las células nerviosas, el tejido muscular o ambos.

23.2 ¿QUÉ CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS MARCAN LOS PUNTOS DE BIFURCACIÓN EN EL ÁRBOL EVOLUTIVO DE LOS ANIMALES?

Ya para el periodo cámbrico, que se inició hace 544 millones de años, casi todos los fila de animales que pueblan actualmente la Tierra, estaban presentes. Por desgracia, el registro fósil del precámbrico es escaso y no revela la secuencia en la cual surgieron los fila de animales. Por consiguiente, los sistemáticos especializados en animales han buscado pistas acerca de la historia evolutiva de éstos en sus características anatómicas y su desarrollo embriológico, así como en las secuencias del DNA. Estas investigaciones han demostrado que ciertas características marcan los puntos de bifurcación principales en el árbol evolutivo de los animales, y representan las piedras angulares en la evolución de las diferentes estructuras

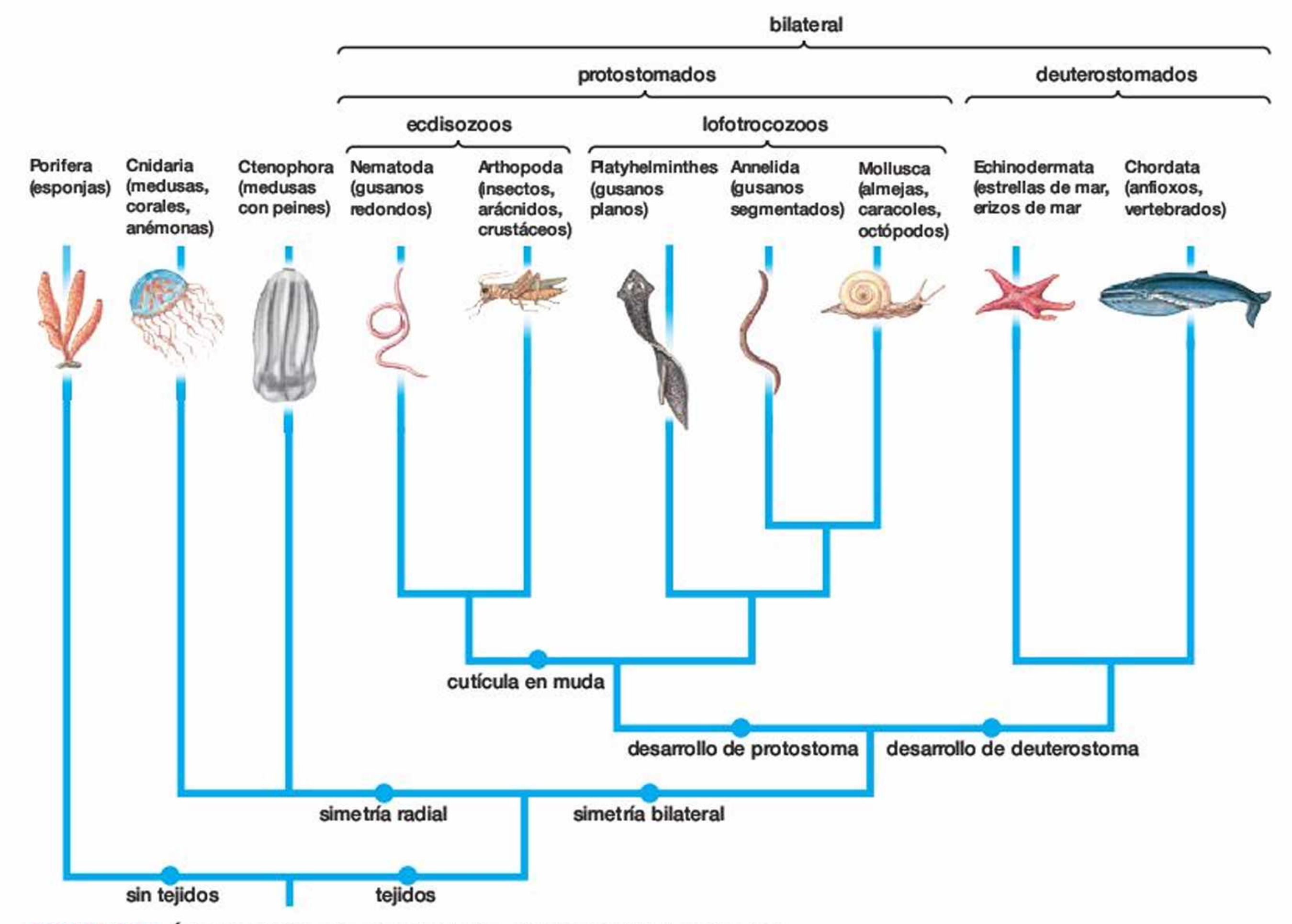


FIGURA 23-1 **Árbol evolutivo de algunos de los principales *fila* de animales**

corporales de los animales modernos (**FIGURA 23-1**). En los siguientes apartados describiremos estos hitos evolutivos y su legado en el cuerpo de los animales modernos.

La carencia de tejidos separados distingue a las esponjas de todos los demás animales

Una de las primeras innovaciones importantes de la evolución animal fue la aparición de **tejidos**, es decir, grupos de células similares integradas en una unidad funcional, por ejemplo, un músculo. En la actualidad casi todos los animales tienen un cuerpo con tejidos, y los únicos animales que han conservado la primitiva carencia de tejidos son las esponjas. En éstas, las células individuales pueden tener funciones especializadas, pero actúan de manera más o menos independiente y no están organizadas en tejidos verdaderos. Esta peculiar característica de las esponjas sugiere que la bifurcación entre las esponjas y la rama evolutiva que dio origen a todos los demás fila de animales debe haber tenido lugar en una etapa muy temprana de la historia de los animales. Un antepasado común sin tejidos, muy antiguo, dio origen tanto a las esponjas como a los demás fila con tejidos.

Los animales con tejidos presentan simetría ya sea radial o bilateral

El advenimiento evolutivo de los tejidos coincidió con la aparición de la simetría corporal; todos los animales con tejidos verdaderos también tienen cuerpos simétricos. Se dice que un animal es simétrico si se puede bisecar a lo largo de al menos un plano, de tal manera que las mitades resultantes sean imágenes en espejo una de la otra. A diferencia de las esponjas asimétricas, todo animal tiene una superficie superior, o *dorsal*, y una superficie inferior, o *ventral*.

Los animales con tejidos simétricos se clasifican en dos grupos: uno comprende a los animales con **simetría radial** (**FIGURA 23-2a**) y el otro incluye a los animales que muestran **simetría bilateral** (**FIGURA 23-2b**). En el caso de la simetría radial, cualquier plano que pase por un eje central divide el organismo en mitades aproximadamente iguales. En cambio, un animal bilateralmente simétrico puede dividirse en mitades aproximadamente como imágenes en espejo sólo a lo largo de un plano individual específico que pasa por el eje central.

La diferencia entre los animales con simetría radial y bilateral refleja otro punto de bifurcación importante en el árbol evolutivo animal. Esta bifurcación separó a los antepasados de los cnidarios (medusas, anémonas y corales) y ctenóforos (medusas con peines) radialmente simétricos, de los ancestros de los demás fila de animales, todos los cuales tienen simetría bilateral.

Los animales con simetría radial tienen dos capas tisulares embrionarias; los animales con simetría bilateral tienen tres

La distinción entre la simetría radial y la bilateral en los animales está estrechamente vinculada con una diferencia correspondiente en el número de capas de tejido, llamadas *capas germinales*, que se forman durante el desarrollo embrionario. Los embriones de animales con simetría radial tienen dos capas germinales: una interior o **endodermo** (que constituye el revestimiento de casi todos los órganos huecos), y otra exterior o **ectodermo** (que forma el tejido que cubre el cuerpo y reviste sus cavidades internas y tejidos nerviosos). Los embriones de animales con simetría bilateral tienen una tercera capa germinal. Entre el endodermo y el ectodermo se encuentra una capa de **mesodermo** (que forma los músculos y, cuando están presentes, los sistemas circulatorio y esquelético).

La evolución paralela del tipo de simetría y el número de capas germinales nos ayuda a entender el caso potencialmente enigmático de los equinodermos (estrellas de mar, pepinos de mar y erizos de mar). Los equinodermos adultos son de simetría radial; sin embargo, nuestro árbol evolutivo los sitúa por completo en el grupo bilateralmente simétrico. Esto se debe a que los equinodermos tienen tres capas germinales, así como varias características adicionales, algunas de las cuales se describirán más adelante, que los agrupan con los animales bilateralmente simétricos. Así pues, los ancestros inmediatos de los equinodermos debieron haber sido bilateralmente simétricos y, más tarde, el grupo adquirió por evolución una simetría radial (un caso de evolución convergente). Aún ahora, los equinodermos larvarios conservan su simetría bilateral.

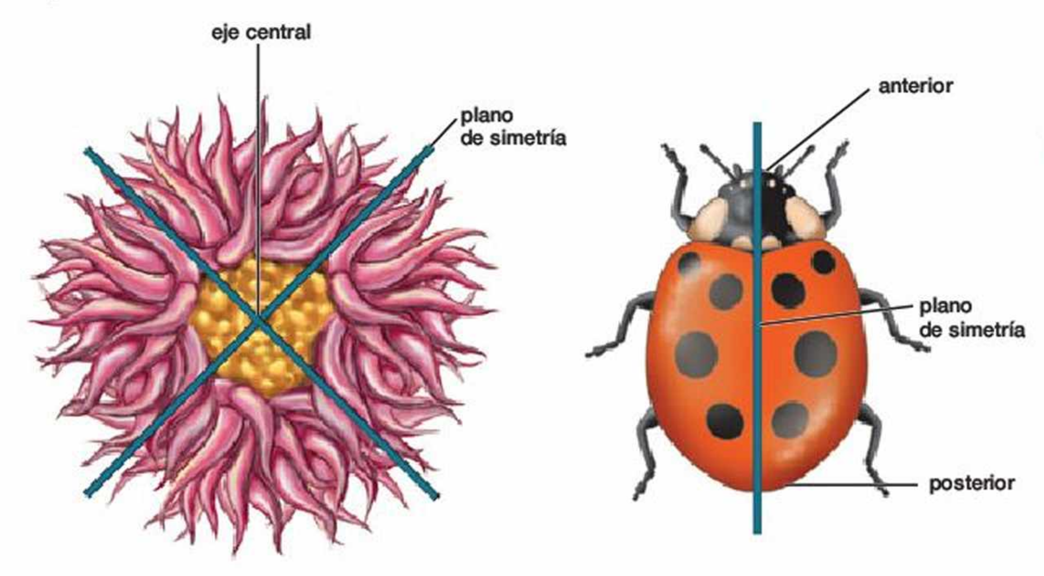


FIGURA 23-2 Simetría corporal y cefalización
a) Los animales con simetría radial carecen de una cabeza bien definida. Todo plano que atraviese el eje central dividirá el cuerpo en mitades que son imágenes en espejo. *b)* Los animales con simetría bilateral tienen un extremo de cabeza anterior y un extremo de cola posterior. El cuerpo se puede dividir en mitades que son imágenes de espejo sólo a lo largo de un plano particular que pasa por la línea media.

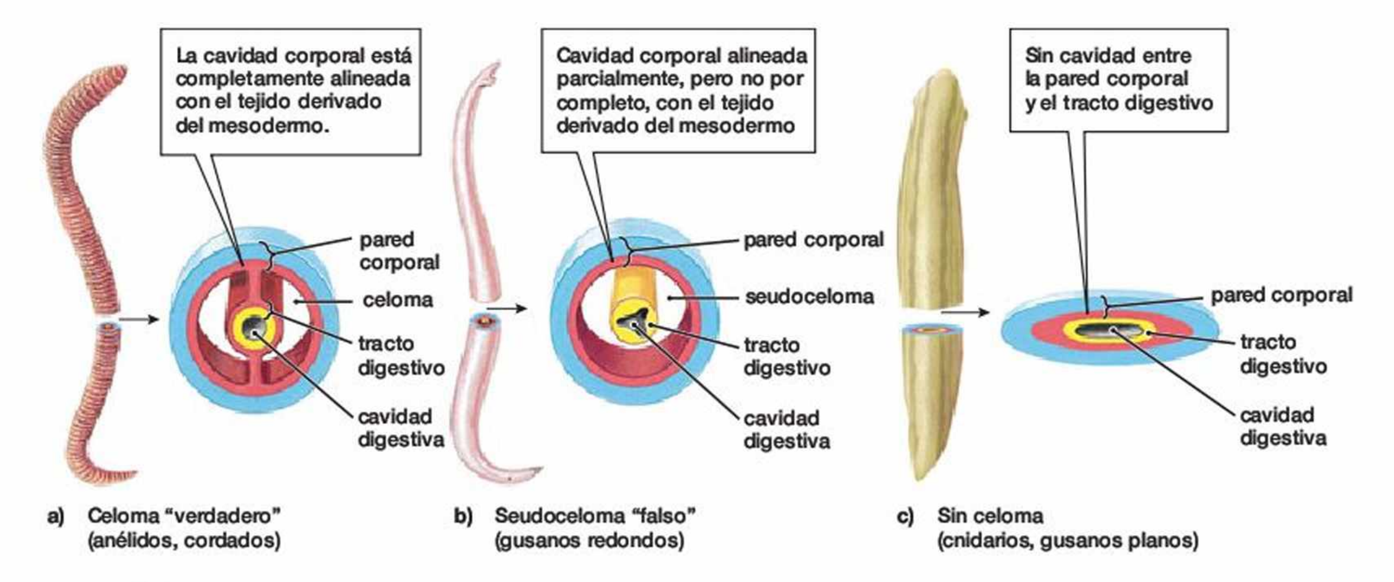


FIGURA 23-3 Cavidades corporales
a) Los anélidos tienen un celoma verdadero. *b)* Los gusanos redondos son seudocelomados. *c)* Los gusanos planos no tienen cavidad entre la pared corporal y el tracto digestivo. (Los tejidos que se muestran en azul se derivan del ectodermo, los rojos del mesodermo, y los amarillos del endodermo).

Los animales bilaterales tienen cabeza

Los animales con simetría radial tienden a ser *sésiles* (es decir, a estar fijos en un punto, como las anémonas de mar) o a vagar a la deriva arrastrados por las corrientes (como las medusas). Estos animales pueden toparse con alimento o peligros provenientes de cualquier dirección, por lo que su cuerpo que "mira" en todas direcciones a la vez, resulta una ventaja. Por contraste, la mayoría de los animales de simetría bilateral tienen *motilidad* (es decir, se desplazan por medios propios en una dirección determinada). Los animales suelen encontrar recursos como el alimento mediante la parte de su cuerpo que esté más cerca de la dirección del movimiento. Por consiguiente, la evolución de la simetría bilateral estuvo acompañada de **cefalización**, es decir, la concentración de órganos sensoriales y un cerebro en una región definida de la cabeza. La cefalización produce un extremo *anterior* (cabeza), donde se concentran las células y los órganos sensoriales, los grupos de células nerviosas y los órganos que digieren los alimentos. El otro extremo de un animal cefalizado se designa como *posterior* y puede presentar una cola (véase la figura 23-2b).

La mayoría de los animales bilaterales tienen cavidades corporales

Los miembros de muchos fila de animales tienen cavidades llenas de líquido entre el tubo digestivo (o intestino, donde se digiere y absorbe el alimento) y la pared corporal externa. En un animal con una cavidad corporal, el intestino y la pared corporal están separados por medio de un espacio, creando un plano corporal de "tubo dentro un tubo". Las cavidades corporales están ausentes en los animales de simetría radial, de manera que es probable que esta característica haya surgido tiempo después de la división entre los animales de simetría radial y bilateral.

Una cavidad corporal puede servir para una variedad de funciones. En las lombrices actúa como un tipo de esqueleto al brindar apoyo al cuerpo y un armazón que sirve de apoyo para que puedan actuar los músculos. En otros animales los órganos internos están suspendidos dentro de una cavidad llena de líquido, la cual sirve como amortiguador de protección entre ellos y el mundo exterior.

La estructura de la cavidad corporal varía entre los fila

El tipo más diseminado de cavidad corporal es un **celoma**, esto es, una cavidad llena de líquido que está completamente revestida de una capa delgada de tejido que se desarrolla a partir del mesodermo (**FIGURA 23-3a**). Los fila cuyos miembros tienen un celoma se llaman *celomados*. Los anélidos (gusanos segmentados), los artrópodos (insectos, arañas, crustáceos), moluscos, (almejas y caracoles), equinodermos y cordados (que incluyen a los humanos) son fila de celomados.

Los miembros de algunos fila tienen una cavidad corporal que *no está* completamente rodeada por tejido derivado del mesodermo. Este tipo de cavidad se conoce como **seudoceloma**, y los fila cuyos miembros lo presentan se conocen colectivamente como *seudocelomados* (**FIGURA 23-3b**). Los gusanos redondos (nematodos) son el grupo más grande de seudocelomados.

Algunos fila de animales bilaterales no tienen ninguna cavidad corporal y se les conoce como *acelomados*. Por ejemplo, los gusanos planos no tienen cavidad entre su intestino y la pared corporal; en vez de ello, el espacio está lleno de tejido sólido (**FIGURA 23-3c**).

Las cavidades corporales más simples evolucionaron a partir de los planos del cuerpo celomado

Puesto que los planos de cuerpo acelomado y seudocelomado parecen ser más "primitivos" que el plano de un cuerpo celomado, alguna vez se pensó que los fila *acelomados y seudocelomados* representaban un linaje distintivo que divergió inicialmente en la historia evolutiva animal, antes del origen del celoma. Sin embargo, ahora los sistemáticos reconocen que los diversos fila de acelomados y seudocelomados no es-



a)



b)



c)

FIGURA 23-4 Diversidad de las esponjas
Las esponjas presentan una extensa variedad de tamaños, formas y colores. Algunas como ***a)*** esta esponja de fuego crecen en una distribución de forma libre sobre las rocas submarinas. ***b)*** Esta esponja tubular se fija a las rocas mediante diminutos apéndices, mientras que ***c)*** esta esponja de los arrecifes, con aberturas tubulares ensanchadas, se adhiere a los arrecifes de coral. **PREGUNTA: Las esponjas con frecuencia se describen como los animales más "primitivos". ¿Cómo un organismo tan primitivo ha llegado a ser tan diverso y abundante?**

tán todos íntimamente relacionados unos con otros, sino que forman ramas en varios puntos del árbol evolutivo de los animales (véase la figura 23-1). Así, los planos corporales de acelomados y seudocelomados no son precursores evolutivos del celoma, sino que son modificaciones de éste.

Los organismos bilaterales se desarrollan en una de dos formas

Entre los fila de animales bilaterales, el desarrollo embriológico sigue una variedad de caminos. Sin embargo estas variadas vías pueden agruparse en dos categorías conocidas como desarrollo de **protostoma** y **deuterostoma.** En el desarrollo de protostoma, la cavidad corporal se forma dentro del espacio que hay entre la pared corporal y la cavidad digestiva. En el desarrollo de deuterostoma, la cavidad corporal se forma como una excrecencia de la cavidad digestiva. Los dos tipos de desarrollo también difieren en el patrón de la división celular que se inicia inmediatamente después de la fecundación y en el método por medio del cual se forman la boca y el ano. Los protostomados y deuterostomados son ramas evolutivas características dentro de los animales bilaterales. Los anélidos, artrópodos y moluscos presentan el desarrollo de protostomas, mientras que los equinodermos y los cordados tienen deuterostomas.

Los protostomados incluyen dos líneas evolutivas distintas

Los fila de animales protostomados se dividen en dos grupos, los cuales corresponden a dos linajes diferentes que divergieron de forma temprana en la historia evolutiva de los protostomados. Un grupo, los *ecdisozoos*, incluye fila como los de los artrópodos y los gusanos redondos, cuyos miembros tienen el cuerpo cubierto por una capa exterior que se desprende periódicamente. El otro grupo se conoce como el de los *lofotrocozoos* e incluye los fila cuyos miembros tienen una estructura alimentaria especial llamada lofóforo, así como algunos fila cuyos miembros pasan por una etapa de desarrollo llamada larva trocófora. Los moluscos, anélidos y gusanos planos son ejemplos del filum lofotrocozoos.

23.3 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES FILA DE ANIMALES?

Es fácil pasar por alto las diferencias entre la multitud de animales pequeños y sin huesos que existen en el mundo. Aun Carolus Linnaeus, el creador del sistema moderno de clasificación, reconocía sólo dos fila de animales sin espina dorsal (insectos y gusanos). Sin embargo, en la actualidad los biólogos reconocen 27 fila de animales, algunos de los cuales aparecen en la tabla 23-1.

Por comodidad, los biólogos suelen clasificar a los animales en una de dos categorías principales: los **vertebrados**, es decir, los que tienen espina dorsal (o columna vertebral) y los **invertebrados**, aquellos que carecen de espina dorsal. Los vertebrados, que estudiaremos en el capítulo 24, son quizá los animales más llamativos desde el punto de vista de los humanos, pero menos del 3 por ciento de todas las especies de animales conocidas en la Tierra son vertebrados. La inmensa mayoría de los animales son invertebrados.

Los primeros animales probablemente se originaron a partir de las colonias de protistas cuyos miembros se habían especializado en la ejecución de distintas funciones dentro de la colonia. Comenzaremos nuestro estudio de los animales invertebrados con las esponjas, cuyo plano corporal es el que más se asemeja a las probables colonias ancestrales de protozoarios.

Las esponjas tienen un cuerpo simple

Las *esponjas* (filum Porifera) se encuentran en la mayoría de los ambientes marinos y acuáticos. La mayor parte de las 5000 o más especies de esponjas en la Tierra viven en agua salada, y habitan en las aguas oceánicas tibias y frías, profundas o poco profundas. Además, algunas esponjas viven en hábitat de agua dulce como los lagos y ríos. Las esponjas adultas viven adheridas a las rocas u otras superficies submarinas. Por lo general no se mueven, aunque los investigadores han demostrado que algunas especies, al menos cuando están cautivas en los acuarios, son capaces de desplazarse (muy lentamente, unos cuantos milímetros al día). Las esponjas se presentan en

Tabla 23-1 Comparación de los principales fila de animales

Nombre común (filum)		Esponjas (Porifera)	Hidras, anémonas, medusas (Cnidaria)	Gusanos planos (Plathyelminthes)
Arreglo corporal	**Nivel de organización**	Celulares; carecen de tejidos y órganos	Tejidos; carecen de órganos	Sistema de órganos
	Capas germinales	Ausentes	Dos	Tres
	Simetría	Ausente	Radial	Bilateral
	Cefalización	Ausente	Ausente	Presente
	Cavidad corporal	Ausente	Ausente	Ausente
	Segmentación	Ausente	Ausente	Ausente
Sistemas internos	**Sistema digestivo**	Intracelular	Cavidad gastrovascular; en algunos intracelular	Cavidad gastrovascular
	Sistema circulatorio	Ausente	Ausente	Ausente
	Sistema respiratorio	Ausente	Ausente	Ausente
	Sistema excretor (regulación de líquidos)	Ausente	Ausente	Canales con células ciliadas
	Sistema nervioso	Ausente	Red nerviosa	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos longitudinales
	Reproducción	Sexual; asexual (gemación)	Sexual; asexual (gemación)	Sexual (algunos hermafroditas); asexual (división del cuerpo)
	Sostén	Endoesqueleto de espículas	Esqueleto hidrostático	Esqueleto hidrostático
	Número de especies conocidas	5000	9000	20,000

varias formas y tamaños. Algunas especies tienen una forma bien definida, pero otras crecen en una forma libre sobre las rocas submarinas (**FIGURA 23-4**). Las esponjas más grandes pueden llegar a medir más de 1 metro de altura.

Las esponjas carecen de tejidos verdaderos y de órganos. En cierto sentido, una esponja se asemeja a una colonia de organismos unicelulares. Las propiedades de las esponjas que se asemejan a las colonias, quedaron de manifiesto en un experimento que realizó el embriólogo H. V. Wilson en 1907. Wilson machacó una esponja y la hizo pasar a través de un trozo de tela de seda, con lo cual la desintegró en células individuales y en grupos de células. Después colocó esos diminutos fragmentos de esponja en agua de mar y esperó durante tres semanas. Al término del experimento, las células se habían unido de nuevo para formar una esponja en buenas condiciones, con lo que demostró que las células individuales de la esponja habían podido sobrevivir y realizar sus funciones de manera independiente.

Todas las esponjas tienen un plano corporal similar. El cuerpo tiene muchos poros diminutos por los que entra el agua y, en menor número, aberturas grandes por donde se expele. En el interior de la esponja misma, el agua viaja por medio de canales, y conforme va pasando se le extrae el oxígeno, se filtran los microorganismos que contiene y se llevan a células

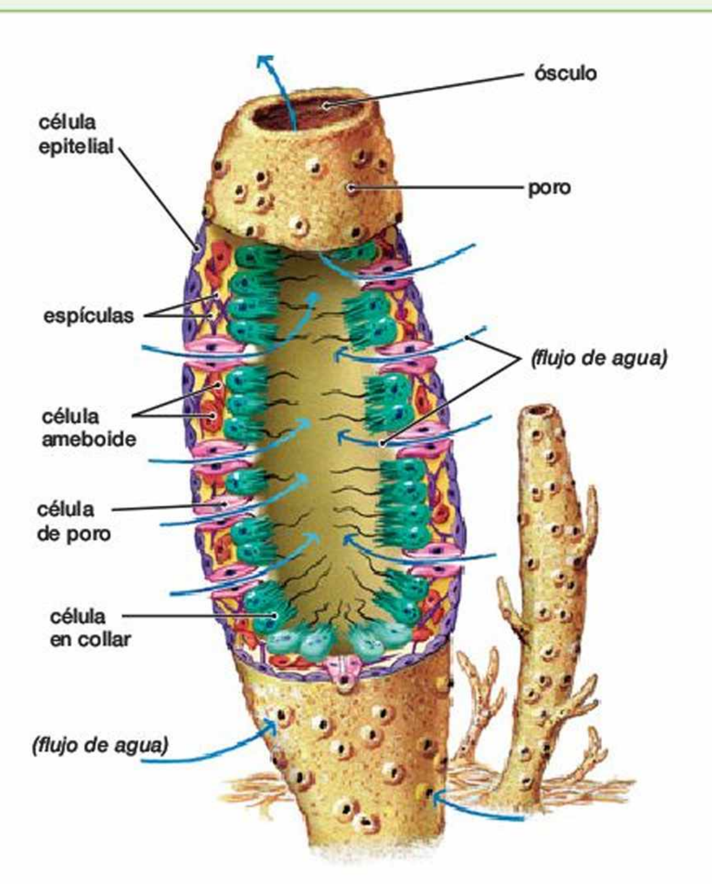


FIGURA 23-5 Plano corporal de las esponjas
El agua entra a través de numerosos poros diminutos del cuerpo de la esponja y sale por los ósculos. Las partículas de alimento microscópicas son filtradas del agua.

Gusanos segmentados (Annelida)	Caracoles, almejas, calamares (Mollusca)	Insectos, arácnidos, crustáceos (Arthropoda)	Gusanos redondos (Nematoda)	Estrellas de mar, erizos de mar (Echinodermata)
Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos
Tres	Tres	Tres	Tres	Tres
Bilateral	Bilateral	Bilateral	Bilateral	Bilateral en las larvas, radial en los adultos
Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente
Celoma	Celoma	Celoma	Seudoceloma	Celoma
Presente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados (normalmente)
Cerrado	Abierto	Abierto	Ausente	Ausente
Ausente	Branquias, pulmones	Tráqueas, agallas o pulmones en libro	Ausente	Pies tubulares, branquias cutáneas, árbol respiratorio
Nefridios	Nefridios	Glándulas excretoras semejantes a nefridios	Células glandulares excretoras	Ausente
Ganglios en la cabeza con pares de cordones ventrales; ganglios en cada segmento	Cerebro bien desarrollado en algunos cefalópodos; varios pares de ganglios principalmente en la cabeza; red nerviosa en la pared corporal	Ganglios en la cabeza con pares de cordones ventrales; ganglios en los segmentos, algunos fusionados	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos dorsales y ventrales	Sin ganglios en la cabeza; anillo nervioso y nervios radiales; red nerviosa en la piel
Sexual (algunos hermafroditas)	Sexual (algunos hermafroditas)	Normalmente sexual	Sexual (algunos hermafroditas)	Sexual (algunos hermafroditas); asexual por regeneración (poco frecuente)
Esqueleto hidrostático	Esqueleto hidrostático	Exoesqueleto	Esqueleto hidrostático	Endoesqueleto de placas debajo de la piel externa
9000	50,000	1,000,000	12,000	6500

individuales donde son digeridos; luego se expulsan los residuos (**FIGURA 23-5**).

Las esponjas tienen tres tipos principales de células, cada uno de los cuales se especializa en una función. Las *células epiteliales* aplanadas cubren las superficies externas del cuerpo. Algunas células epiteliales modificadas constituyen las *células de poro*, que rodean a los poros, controlan su tamaño y regulan el flujo de agua. Los poros se cierran ante la presencia de sustancias nocivas. Las *células en collar* mantienen un flujo de agua a través de la esponja agitando un flagelo que penetra en el canal interior. Los collares que rodean al flagelo actúan como un tamiz fino que filtra los microorganismos que luego serán ingeridos por la célula. Parte del alimento se hace llegar a las *células ameboides*, las cuales vagan libremente entre las células epiteliales y en collar, digieren y distribuyen los nutrimentos, dan origen a las células reproductoras y secretan pequeñas protuberancias esqueléticas llamadas *espículas*. Las espículas pueden estar compuestas por carbonato de calcio (calcita), sílice (vidrio), o proteína y forman un esqueleto interior que brinda sostén al cuerpo (véase la figura 23-5). Las esponjas naturales de uso doméstico, las cuales ahora se remplazan con imitaciones fabricadas a base de celulosa, son en realidad esqueletos de esponja.

Las esponjas se pueden reproducir asexualmente por **gemación**, durante la cual la esponja adulta produce versiones tamaño miniatura de sí misma que se desprenden y adoptan una existencia independiente. En forma alterna, pueden reproducirse sexualmente por medio de la fusión de espermatozoides y óvulos. Los óvulos fecundados se desarrollan en el interior de la esponja adulta hasta convertirse en larvas activas que escapan a través de los ósculos del cuerpo de la esponja. Las corrientes de agua dispersan las larvas hacia nuevas zonas, donde se establecen y se convierten en esponjas adultas.

Puesto que las esponjas permanecen en un solo sitio y carecen de concha protectora, son vulnerables al ataque de los depredadores como los peces, tortugas y babosas de mar. Sin embargo, muchas esponjas han desarrollado defensas químicas contra los depredadores. Los cuerpos de estas esponjas contienen sustancias químicas que son tóxicas o desagradables para los depredadores potenciales. Por fortuna, cierto número de estas sustancias han resultado ser medicamentos valiosos para el hombre. Por ejemplo, el fármaco espongistatina, un compuesto que inicialmente se aisló de las esponjas, es un novedoso fármaco para curar las infecciones causadas por hongos que con frecuencia padecen los enfermos de SIDA. Otros medicamentos derivados de las esponjas incluyen las más recientes y prometedoras drogas anticancerígenas, discodermolide y halichondrin. El descubrimiento de éstos y otros fármacos ha despertado grandes esperanzas de que los investigadores encuentren otras especies que tal vez lleguen a ser una fuente valiosa de nuevos fármacos.

Los cnidarios son depredadores bien armados

Al igual que las esponjas, las cerca de 9000 especies conocidas de *cnidarios* (filum Cnidaria), que incluyen medusas, anémo-

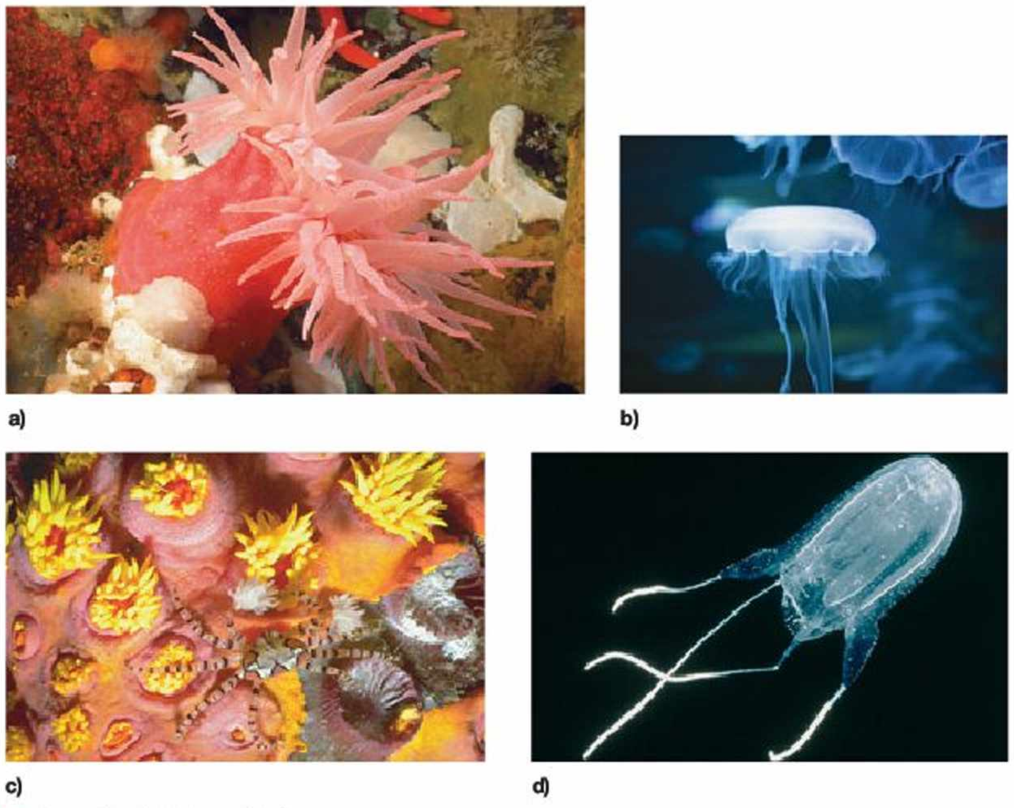


FIGURA 23-6 Diversidad de los cnidarios
a) Una anémona con manchas rojas extiende sus tentáculos para capturar presas. *b)* Una medusa pequeña. *c)* Este acercamiento de un coral permite observar los pólipos de color amarillo brillante en diversas etapas de extensión de sus tentáculos. Abajo a la derecha, en las zonas donde el coral ha muerto queda expuesto el esqueleto de carbonato de calcio que sostiene los pólipos y forma el arrecife. Un cangrejo (artrópodo) con un diseño sorprendente reposa sobre el coral mientras sujeta anémonas blancas con sus tenazas. Los tentáculos urticantes protegen al cangrejo. *d)* Una avispa de mar, un cnidario cuyas células urticantes contienen uno de los venenos más tóxicos que se conocen. **PREGUNTA: En cada una de estas fotografías, ¿el organismo que se observa es un pólipo o una medusa?**

nas de mar, corales e hidrozoos, están confinados a hábitat acuáticos, y casi todas las especies son marinas. La mayoría de los cnidarios son pequeños, ya que miden desde unos pocos milímetros a unos cuantos centímetros de diámetro, pero la medusa más grande puede tener hasta 2.4 metros de ancho y tentáculos de 50 metros de largo. Todos los cnidarios son depredadores carnívoros.

Las células de los cnidarios están organizadas en tejidos definidos, incluido el tejido contráctil que actúa como si fuera músculo. Las células nerviosas están organizadas en un tejido llamado *red nerviosa*, que se ramifica por todo el cuerpo y controla el tejido contráctil para generar movimiento y comportamientos de alimentación. Sin embargo, la mayoría de los cnidarios carecen de órganos verdaderos y no tienen cerebro.

Los cnidarios tienen gran variedad de formas hermosas que causan asombro (**FIGURA 23-6**), y todas ellas son variaciones de dos configuraciones corporales básicas: el *pólipo* (**FIGURA 23-7a**) y la *medusa* (**FIGURA 23-7b**). El pólipo que por lo general es de forma tubular se ha adaptado a una vida tranquila adherido a las rocas. Tiene tentáculos, los cuales son prolongaciones que se dirigen hacia arriba para atrapar e inmovilizar a la presa. El cuerpo acampanado de la medusa flota en el agua y se deja llevar por las corrientes, al tiempo que arrastra sus tentáculos tras de sí como si fueran múltiples cañas de pescar.

Muchas especies de cnidarios tienen ciclos vitales que incluyen etapas de pólipos y medusas, aunque algunas especies viven solamente como pólipos y otras sólo como medusas. Tanto los pólipos como las medusas se han desarrollado a partir de dos capas germinales: el endodermo interior y el ectodermo exterior; entre estas capas hay una sustancia gelatinosa. Los pólipos y las medusas tienen simetría radial, y las partes del cuerpo están arregladas formando un círculo alrededor de la boca y la cavidad digestiva (véase la figura 23-2a). Este arreglo de partes favorece mucho a estos animales que están fijos o que flotan libremente porque esto los capacita para responder ante la presencia de una presa, o bien, de alguna amenaza proveniente de cualquier dirección.

Los tentáculos de los cnidarios están armados de *cnidocitos*, células con estructuras que, al ser estimuladas al contacto, inyectan explosivamente sus filamentos venenosos o pegajosos a la presa (**FIGURA 23-8**). Estas células punzantes, que se encuentran solamente en los cnidarios, sirven para capturar presas. Los cnidarios no son cazadores activos, sino que esperan a que aparezca la presa, por casualidad, al alcance de sus largos tentáculos, la inyectan, la sujetan firmemente y luego la llevan hasta su boca expansible y hacia la bolsa digestiva,

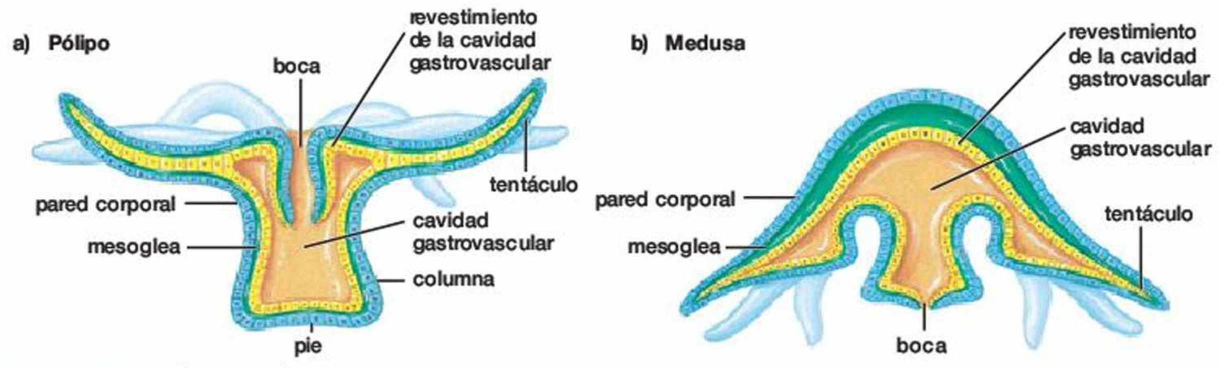


FIGURA 23-7 Pólipo y medusa

a) La forma del pólipo se observa en la hidra (véase la figura 23-8), en las anémonas de mar (figura 23-6a) y en los pólipos individuales dentro de un coral (figura 23-6c). ***b)*** La forma de medusa que se observa en la figura 23-6b se asemeja a un pólipo invertido. (Los tejidos que se muestran en color azul se derivan del ectodermo, y los de color amarillo del endodermo).

la *cavidad gastrovascular*. Las enzimas digestivas secretadas al interior de esta cavidad desintegran parte del alimento, y después tiene lugar la digestión dentro del revestimiento celular de la cavidad. Puesto que la cavidad gastrovascular tiene sólo una abertura, el material sin digerir es expelido a través de la boca una vez que termina la digestión. Aunque este tráfico de dos sentidos evita la alimentación continua, es adecuada para satisfacer los requerimientos de poca energía de estos animales.

Los cnidarios se pueden reproducir sexual o asexualmente. Los ciclos reproductivos varían considerablemente entre los diferentes tipos de cnidarios, pero un patrón es bastante común en las especies con las etapas de pólipo y medusa. En tales especies, los pólipos comúnmente se reproducen por gemación asexual, lo que da origen a nuevos pólipos. Sin embargo, en ciertas circunstancias, la gemación originará medusas, en vez de pólipos. Una vez que una medusa crece y alcanza la madurez, puede liberar gametos (espermatozoides u óvulos) en el agua. Si se encuentra un espermatozoide con un óvulo, pueden unirse para formar un cigoto que se desarrolla en una larva ciliada que nada libremente. Con el tiempo, la larva se establece sobre una superficie dura, donde se desarrolla en pólipo.

El veneno de algunos cnidarios puede causar dolorosas picaduras en las personas que por desgracia llegan a tener contacto con ellos, y las picaduras de algunas especies de medusas llegan incluso a poner en peligro la vida. La más mortífera de estas especies es la "avispa de mar", *Chironex fleckeri*, que habita en las aguas próximas a las costas del norte de Australia y del sudeste asiático. La cantidad de veneno presente en una sola de estas avispas de mar podría matar hasta 60 personas, y la víctima de esta picadura grave puede morir en cuestión de minutos, después del suceso.

Un grupo de cnidarios, los corales, tiene una importancia ecológica particular (véase la figura 23-6c). Los pólipos del coral forman colonias, y cada miembro de la colonia secreta un esqueleto duro de carbonato de calcio. Los esqueletos persisten mucho tiempo después de que muere el organismo, y sirven como base para que otros individuos se unan. El ciclo continúa después de miles de años, hasta que se forman los arrecifes de coral masivos.

Los arrecifes de coral se encuentran en los océanos de aguas templadas y frías. Los de agua fría se forman en las aguas profundas y, aunque están ampliamente distribuidos, hasta ahora están llamando la atención de los investigadores, pero todavía no se han estudiado a fondo. Los arrecifes de coral de aguas templadas son más familiares y están restringidos a las aguas de los trópicos, tibias, transparentes y poco profundas. Aquí, los arrecifes coralinos forman hábitat subacuáticos, los cuales son la base de un ecosistema de asombrosa diversidad y belleza incomparable.

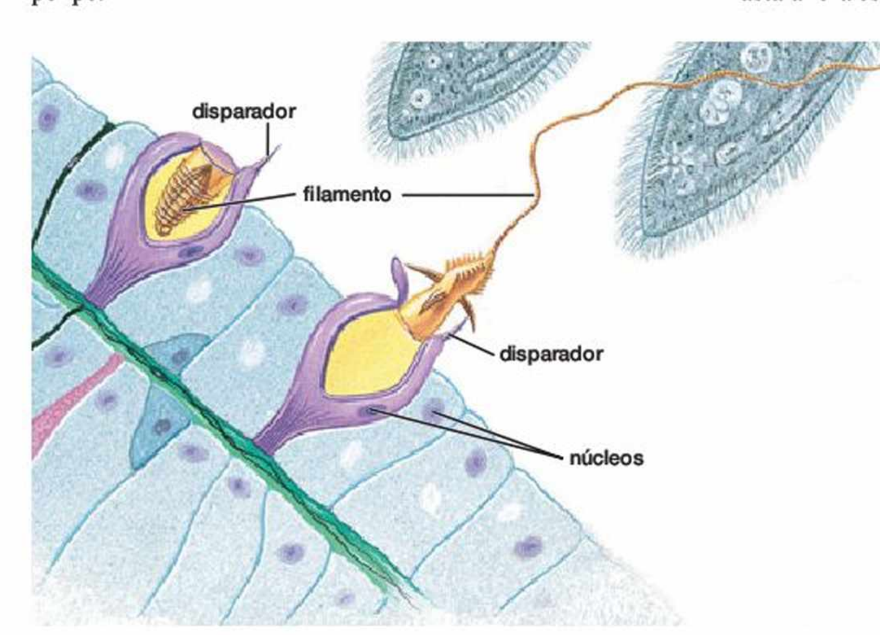


FIGURA 23-8 Armamento de los cnidarios: el cnidocito

Al más leve contacto con el disparador de una estructura especial de sus cnidocitos, los cnidarios, como en esta hidra, expelen un filamento envenenado.


a)


b)


c)

FIGURA 23-9 Diversidad de gusanos planos
a) Este gusano plano es un ejemplo de parásito. *b)* Las manchas oculares se observan con claridad en la cabeza de este gusano plano que vive libremente en agua dulce. *c)* Muchos de estos gusanos planos que habitan en los arrecifes de coral tropicales son de brillantes colores.

Los gusanos planos tienen órganos pero carecen de sistemas respiratorio y circulatorio

Los *gusanos planos* (filum Platyhelminthes) tienen un nombre adecuado, porque su anchura es mayor que su altura, lo que les confiere una apariencia de listón. Muchas de las aproximadamente 20,000 especies de gusanos planos son parásitos (**FIGURA 23-9a**). (Los **parásitos** son organismos que viven dentro de o sobre el cuerpo de otro organismo llamado *huésped*, el cual resulta dañado por esa relación). Los gusanos planos no parásitos viven en hábitat marinos, acuáticos y terrestres húmedos. Tienden a ser pequeños y pasan desapercibidos (**FIGURA 23-9b**), pero algunos son de color brillante, de diseño espectacular y residentes de los acantilados coralíferos del trópico (**FIGURA 23-9c**).

A diferencia de los cnidarios, los gusanos planos tienen órganos bien desarrollados, en los que los tejidos se agrupan en unidades funcionales. Por ejemplo, la mayoría de los gusanos planos de vida independiente tienen órganos sensoriales, que incluyen las manchas oculares (véase la figura 23-9b) para percibir la luz y la oscuridad, así como células que responden a los estímulos químicos y táctiles. Para procesar la información, los gusanos planos tienen en la cabeza grupos de células nerviosas llamadas **ganglios** que forman un cerebro sencillo. Unas estructuras neuronales pares, llamadas **cordones nerviosos**, transmiten las señales nerviosas hacia los ganglios y desde ellos.

A pesar de contar con algunos órganos, los gusanos planos carecen de sistemas respiratorio y circulatorio. En ausencia de un sistema respiratorio, el intercambio de gases se realiza por medio de la difusión directa entre las células corporales y el ambiente. Este modo de respiración es posible gracias al tamaño pequeño y a la forma aplanada del cuerpo de estos gusanos, los cuales garantizan que ninguna célula corporal quede muy lejos del ambiente que le rodea. Como no tienen un sistema circulatorio, los nutrimentos pasan directamente del tracto digestivo a las células corporales. La cavidad digestiva tiene una estructura ramificada que llega a todas las partes del cuerpo, lo que permite que los nutrimentos ya digeridos se distribuyan entre las células adyacentes. La cavidad digestiva tiene solamente una abertura hacia el exterior, de forma que los desechos no digeridos salen por la misma abertura que sirve como boca.

Los gusanos planos tienen simetría bilateral, en vez de simetría radial (véase la figura 23-2). Esta configuración corporal y su cefalización correspondiente fomentan el movimiento activo. Los animales con simetría bilateral cefalizada poseen un extremo anterior, el cual es la primera parte del animal que tiene contacto con el entorno. En consecuencia, los órganos sensoriales están concentrados en la parte anterior del cuerpo, lo que aumenta la sensibilidad del animal para responder adecuadamente a cualquier estímulo (por ejemplo, ingerir alimento y retirarse cuando encuentra algún obstáculo).

Los gusanos planos se reproducen tanto sexual como asexualmente. Las formas que viven libremente se reproducen estrangulándose alrededor de la mitad de su cuerpo hasta que se dividen en dos mitades, cada una de las cuales regenera la parte que le falta. Todas las formas se pueden reproducir sexualmente; la mayoría son **hermafroditas**, es decir, poseen órganos sexuales masculinos y femeninos. Esta característica resulta de gran ventaja para las formas parásitas porque permite a cada gusano reproducirse por medio de la autofecundación, aun cuando sea el único individuo que vive en el cuerpo de su huésped.

Algunos gusanos planos parásitos pueden infectar a los humanos. Por ejemplo, las tenias o solitarias pueden infectar a las personas que comen carne de res o de puerco mal cocida, o pescado que haya sido infectado por estos gusanos. Las larvas forman estructuras latentes encapsuladas, llamadas *quistes*, en los músculos de estos animales. Los quistes eclosionan en el tracto digestivo humano, donde las tenias jóvenes se fijan al revestimiento intestinal y pueden crecer hasta alcanzar longitudes de más de 7 metros. Ahí absorben los nutrimentos digeridos directamente a través de su superficie

externa y a veces liberan paquetes de huevecillos que son expulsados en las heces del huésped. Si los cerdos, las vacas o los peces ingieren un alimento contaminado con heces humanas infectadas, los huevecillos eclosionan en el tracto digestivo del animal y liberan larvas que horadan los músculos y forman quistes, con lo cual prosigue el ciclo infeccioso (**FIGURA 23-10**).

Otro grupo de gusanos planos parásitos es el de los *trematodos* (duelas). De éstos, los de efectos más devastadores son los trematodos hepáticos (comunes en Asia) y los trematodos sanguíneos, como los que pertenecen al género *Schistosoma*, que causan la enfermedad llamada esquistosomiasis. Al igual que la mayoría de los parásitos, los trematodos tienen un ciclo vital complejo que incluye un huésped intermedio (un caracol en el caso del *Schistosoma*). Se estima que la esquistosomiasis, frecuente en África y en algunos países de América del Sur, afecta a 200 millones de personas en todo el mundo. Sus síntomas incluyen diarrea, anemia y un posible daño cerebral.

Los anélidos están formados por segmentos idénticos

Charles Darwin, quizá el más importante de todos los biólogos, dedicó mucho tiempo al estudio de las lombrices (gusanos de tierra). De hecho, escribió un libro completo acerca de ellas. Darwin estaba impresionado con la función que desem-

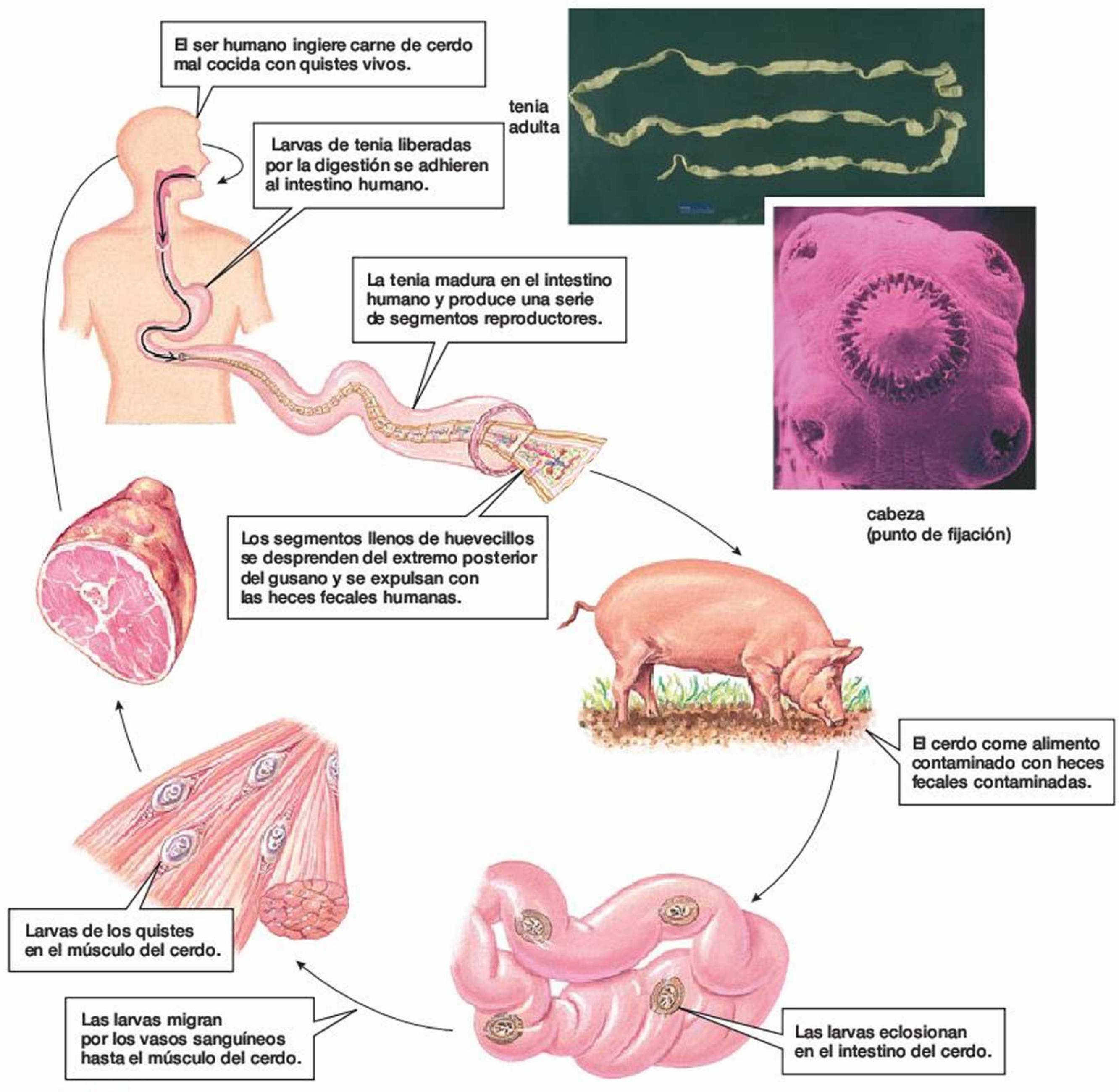


FIGURA 23-10 Ciclo vital de la tenia del cerdo doméstico
Cada unidad reproductora, o proglotidio, es una fábrica reproductora autosuficiente que incluye tanto órganos sexuales masculinos como femeninos. **PREGUNTA:** ¿Por qué estas tenias han desarrollado un cuerpo largo y aplanado?

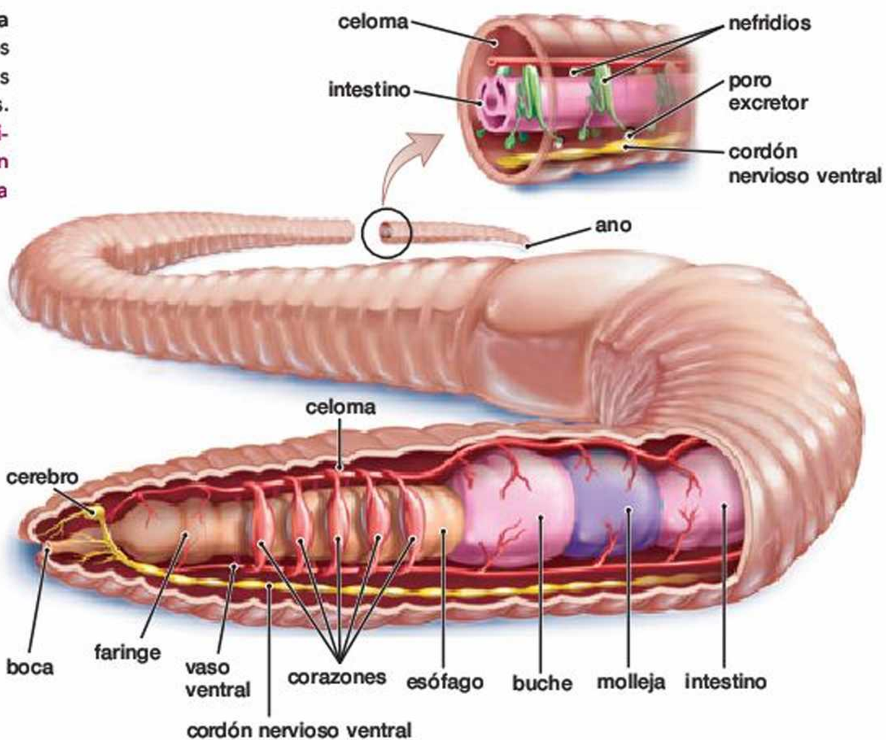


FIGURA 23-11 Un anélido, la lombriz de tierra Este diagrama muestra una ampliación de los segmentos, muchos de los cuales son unidades similares repetidas, separadas por tabiques. **PREGUNTA: ¿Qué ventaja tiene un sistema digestivo con dos aberturas en comparación con los sistemas digestivos con una sola abertura (como la de los gusanos planos)?**

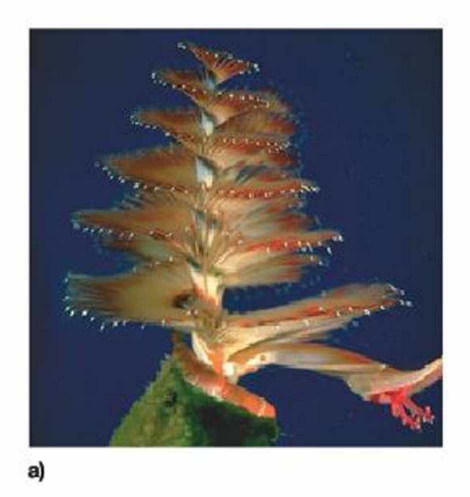
peñan en el mejoramiento de la fertilidad de los suelos. Más de un millón de lombrices pueden vivir en una hectárea de tierra, debajo de cuya superficie las lombrices hacen túneles y consumen y excretan partículas de tierra y materia orgánica. Estas actividades ayudan a lograr que el aire y el agua puedan moverse con facilidad a través del suelo y que la materia orgánica se mezcle continuamente con éste, creando así condiciones favorables para el crecimiento de las plantas. Desde el punto de vista de Darwin, la actividad de las lombrices ha tenido un efecto tan significativo en la agricultura que "quizá no existan otros animales que hayan jugado un papel tan importante en la historia del mundo".

Las lombrices son ejemplos de *anélidos* (filum Annelida), gusanos segmentados. Una característica prominente de los anélidos es la división del cuerpo en una serie de segmentos que se repiten. Por fuera, estos segmentos se observan como depresiones anulares de la superficie. En su interior, la mayoría de los segmentos contienen copias idénticas de nervios, estructuras excretoras y músculos. La **segmentación** es una ventaja para su locomoción, porque los compartimientos corporales, cada uno de los cuales está controlado por músculos independientes, son capaces de realizar colectivamente movimientos más complejos que si sólo tuvieran un conjunto de músculos para controlar el cuerpo completo.

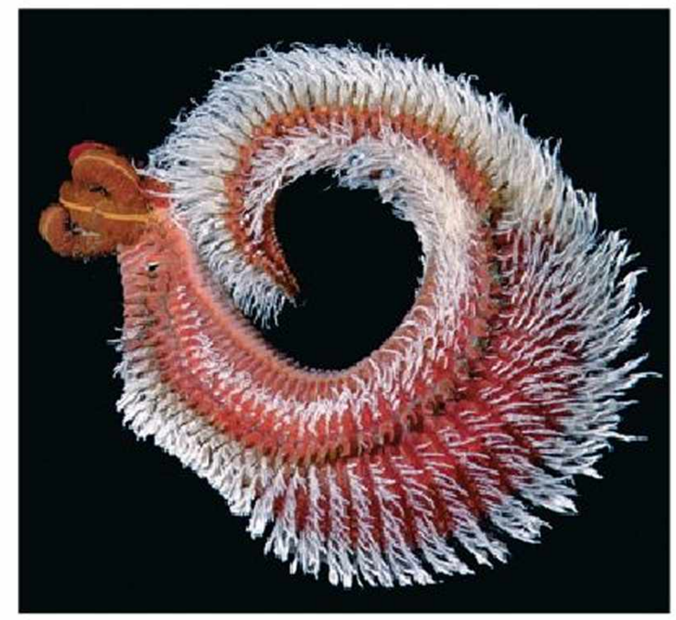
Otra característica que diferencia a los anélidos de los gusanos planos es un verdadero celoma lleno de líquido que está entre la pared corporal y el tracto digestivo (véase la figura 23-3a). El líquido no compresible del celoma de muchos anélidos está confinado por los tabiques que separan los segmentos y sirven como **esqueleto hidrostático**, una estructura rígida que sirve de apoyo para que los músculos actúen. El esqueleto hidrostático hace posible acciones tales como horadar los suelos.

Los anélidos tienen sistemas de órganos bien desarrollados. Por ejemplo, tienen un **sistema circulatorio cerrado** que distribuye gases y nutrimentos por todo el cuerpo. En los sistemas circulatorios cerrados (incluido el tuyo), la sangre permanece confinada en el corazón y en los vasos sanguíneos. En las lombrices, por ejemplo, la sangre con hemoglobina, que transporta oxígeno, es bombeada a través de vasos bien desarrollados por cinco pares de "corazones" (**FIGURA 23-11**). Estos corazones son en realidad segmentos cortos de vasos sanguíneos especializados que se contraen rítmicamente. La sangre es filtrada y los desechos son eliminados por los órganos excretores llamados *nefridios,* que se encuentran en muchos de los segmentos. Los nefridios se asemejan a los túbulos individuales del riñón de los vertebrados. El sistema nervioso de los anélidos se compone de un cerebro ganglionar simple, situado en la cabeza y una serie de pares de ganglios segmentarios que se repiten, unidos por un par de cordones nerviosos ventrales que recorren el cuerpo longitudinalmente. El sistema digestivo de los anélidos incluye un intestino que va desde la boca hasta el ano. Esta clase de tracto digestivo, con dos aberturas y una vía digestiva de una abertura, es mucho más eficiente que los sistemas digestivos de una abertura de los cnidarios y de los gusanos planos. La digestión de los anélidos ocurre en una serie de compartimientos, cada uno especializado en una fase del procesamiento del alimento (véase la figura 23-11).

La reproducción sexual es común entre los anélidos. Algunas especies son hermafroditas; otras tienen sexos separados. La fecundación puede ser externa o interna. La fecundación externa, en la cual los espermatozoides y los óvulos se liberan al ambiente, se encuentra principalmente en las especies que habitan en el agua. En la fecundación interna, dos individuos copulan y los espermatozoides son transferidos directamente de uno al otro. En las especies hermafroditas, la transferencia de espermatozoides puede ser mutua, es decir, cada individuo transfiere espermatozoides al otro. Además, algunos anélidos se pueden reproducir asexualmente, por lo común por medio



a)



b)



c)

FIGURA 23-12 Diversos anélidos
a) Un anélido poliqueto proyecta sus brillantes branquias en espiral desde un tubo adherido a la roca. Cuando las branquias se retraen, el tubo queda cubierto por el escobillón que se observa abajo a la derecha. ***b)*** Este diminuto poliqueto (visto aquí a través de un microscopio) vive entre las rocas a orillas del mar, cerca de la línea de las mareas. ***c)*** Esta sanguijuela, un anélido de agua dulce, muestra numerosos segmentos. La ventosa rodea su boca, lo que le permite adherirse a su presa.
PREGUNTA: ¿Por qué resulta dañada una sanguijuela si se vierte sal sobre ella?

de la fragmentación en la cual el cuerpo se divide en dos partes, cada una de las cuales regenera la parte que falta.

Las 9000 especies del filum Annelida caen en uno de tres subgrupos principales: los *oligoquetos*, los *poliquetos* y *las sanguijuelas*. Los oligoquetos incluyen a las lombrices tan familiares y sus parientes. Los poliquetos habitan principalmente en el océano. Algunos poliquetos tienen pares de remos carnosos en casi todos sus segmentos, los cuales tienen la función de locomoción. Otros viven en tubos desde los cuales proyectan branquias plumosas que intercambian gases y también tamizan el agua para obtener partículas microscópicas de alimento (FIGURA 23-12a, b). Las sanguijuelas (FIGURA 23-12c) viven en agua dulce o en hábitat terrestres húmedos y son carnívoras o parásitas. Las sanguijuelas carnívoras se alimentan de invertebrados pequeños; las sanguijuelas parásitas chupan la sangre de animales más grandes. Una especie de sanguijuela parásita, la que se utiliza con fines médicos, se ha convertido en una herramienta de la medicina moderna y recientemente la Food and Drug Administration de Estados Unidos (FDA) aprobó su uso como "dispositivo médico" (véase la sección "Enlaces con la vida: Ayudantes de cirujanos).

La mayoría de los moluscos tienen conchas

Si alguna vez has saboreado un tazón de sopa de almejas, una docena de ostras en su concha, o una vieira salteada, entonces estás en deuda con los *moluscos* (filum Mollusca). Los moluscos incluyen especies con una amplia variedad de estilos de vida, que van desde las formas pasivas que alcanzan la adultez viviendo en un solo sitio y filtrando microorganismos del agua, a los depredadores activos y voraces que habitan en el fondo de los mares. Los moluscos incluyen también a los animales invertebrados más grandes e inteligentes. Los moluscos son muy diversos, y por el número de especies que se conocen (50,000), se ubican en segundo lugar (aunque distante) sólo después de los artrópodos. Con excepción de algunos caracoles y babosas, los moluscos habitan en el agua.

Casi todos los moluscos protegen sus cuerpos con conchas duras de carbonato de calcio. Sin embargo, otros carecen de concha y huyen de los depredadores moviéndose suavemente o bien produciendo una sustancia de sabor muy desagradable. Los moluscos tienen un *manto*, una prolongación de la pared corporal que forma una cámara para las branquias y que, en

ENLACES CON LA VIDA Ayudantes de cirujanos

Aunque los animales invertebrados causan o transmiten muchas enfermedades al ser humano, algunos hacen una importante contribución a la buena salud de la humanidad. Consideremos a las sanguijuelas, por ejemplo. Durante más de 2000 años, los curanderos empleaban estos anélidos parásitos para el tratamiento de casi todas las enfermedades o lesiones del ser humano. Durante buena parte de la historia de la medicina, el tratamiento con sanguijuelas se basaba en la esperanza de que estas criaturas chuparan la sangre "contaminada" que se creía era la causa principal de las enfermedades. Sin embargo, al descubrirse la causa verdadera de muchas enfermedades, declinó el empleo de las sanguijuelas en la práctica médica. Para el inicio del siglo XX, las sanguijuelas dejaron de formar parte del equipo de la medicina moderna y llegaron a ser el símbolo de la ignorancia de una época muy lejana. Sin embargo, en la actualidad el empleo de las sanguijuelas con fines médicos ha retornado de manera sorpresiva.

Actualmente las sanguijuelas se utilizan para tratar una complicación quirúrgica conocida como insuficiencia venosa. Esta complicación es especialmente común en la cirugía reconstructiva, como la reimplantación de un dedo lesionado o la reparación de un rostro desfigurado. En tales casos, los cirujanos con frecuencia encuentran dificultades para volver a conectar todas las venas que normalmente retiran la sangre de los tejidos. Con el tiempo, crecerán nuevas venas, pero mientras tanto, la sangre se acumula en el tejido reparado. A menos que se elimine el exceso de sangre, ésta formará coágulos que quitan oxígeno y nutrimientos al tejido cercano. Por fortuna, las sanguijuelas pueden ayudar en esto: se colocan en la parte infectada, y de inmediato se ponen a trabajar haciendo una pequeña incisión sin provocar dolor y chupan la sangre hasta llenar su estómago. Para ayudarse en su tarea de remoción de la sangre, la saliva de las sanguijuelas contiene una mezcla de sustancias químicas que hace que se dilaten los vasos sanguíneos, lo que evita la formación de coágulos. Aunque este compuesto químico de la saliva es una adaptación que ayuda a las sanguijuelas a consumir la sangre con mayor eficiencia, también ayuda al paciente porque acelera el flujo de sangre hacia el tejido dañado. De esta forma, las sanguijuelas brindan un tratamiento efectivo y sin dolor en los casos de insuficiencia venosa, por lo que han vuelto a adquirir importancia como ayudantes médicos para la humanidad.

Otro animal invertebrado que se utiliza en la práctica médica es la mosca azul, o mejor dicho, sus larvas conocidas comúnmente como gusanos (**FIGURA E23-1**). Estos gusanos de la mosca azul han probado ser eficaces para tratar heridas y úlceras del tejido que se está muriendo o que ya ha muerto. Si no se eliminan esos tejidos, pueden interferir con la cicatrización u originar infecciones. Tradicionalmente, los médicos se encargan de retirar el tejido muerto de las heridas por medio del bisturí, pero los gusanos ofrecen un tratamiento alternativo cada vez más común. En este tratamiento, se aplica a la herida un vendaje con gusanos estériles nacidos el mismo día de la aplicación. Los gusanos consumen el tejido muerto o por morir, secretando enzimas digestivas que no lesionan los tejidos ni los huesos sanos. Después de unos cuantos días, los gusanos crecen hasta adquirir el tamaño de una semilla de arroz, y luego se retiran. Este tratamiento se repite hasta que se limpia la herida.



FIGURA E23-1 Las larvas de la mosca azul pueden limpiar las heridas.

las especies con concha, se encarga de secretar esta última. Los moluscos tienen también un sistema circulatorio bien desarrollado, una característica que no se presenta en los anélidos: el **hemocele**, o cavidad sanguínea. La sangre se vacía dentro del hemocele, donde baña directamente los órganos internos. Este arreglo, conocido como **sistema circulatorio abierto**, también está presente en la mayoría de los artrópodos. El sistema nervioso, como el de los anélidos, consiste en ganglios conectados por medio de nervios, pero la mayoría de los ganglios se concentran en el cerebro. La reproducción es sexual, pero algunas especies tienen sexos separados, y otras son hermafroditas. Aunque los moluscos están enormemente diversificados, en la **FIGURA 23-13** se muestra un diagrama simplificado del plano corporal de un molusco.

Entre las muchas clases de moluscos, explicaremos con más detalle tres de ellas: los gasterópodos, bivalvos y cefalópodos.

Los gasterópodos tienen un pie que les permite reptar

Los caracoles y las babosas, conocidos en conjunto con el nombre de *gasterópodos*, reptan sobre un *pie* muscular, y muchos están protegidos por conchas de muy variadas formas y colores (**FIGURA 23-14a**); sin embargo, no todos los gasterópodos poseen concha. Por ejemplo, las babosas de mar carecen de concha, pero sus colores brillantes advierten a los posibles depredadores de que son venenosas y que tienen un sabor muy desagradable (**FIGURA 23-14b**).

Los gasterópodos se alimentan por medio de una *rádula*, una banda flexible de tejido cubierto de espinas con la que raspan algas de las rocas o sujetan plantas o presas más grandes (véase la figura 23-13). La mayoría de los caracoles respiran por medio de branquias, que por lo general están encerradas en una cavidad ubicada debajo de la concha. Los gases también se difunden con facilidad a través de la piel de casi todos los gasterópodos, y la mayoría de las babosas de mar dependen de esta modalidad de intercambio de gases. Las pocas especies de gasterópodos que viven en hábitat terrestres (incluidos los destructores caracoles y babosas de jardín) respiran por medio de un pulmón simple.

Los bivalvos se alimentan por filtración

Entre los *bivalvos* se incluyen vieiras, ostras, mejillones y almejas (**FIGURA 23-15**). Los miembros de esta clase no sólo aportan una exótica variedad a la dieta humana, sino que ade-

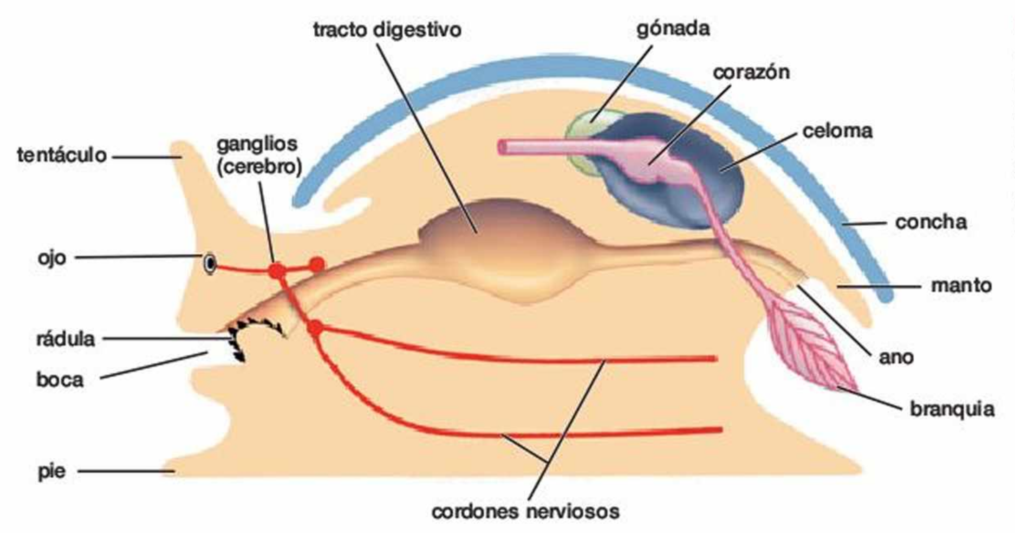


FIGURA 23-13 Forma general de un molusco
Plano corporal general de un molusco que muestra el manto, el pie, las branquias, la concha, la rádula y otras estructuras que se observan en la mayoría de las especies de moluscos (pero no en todas).

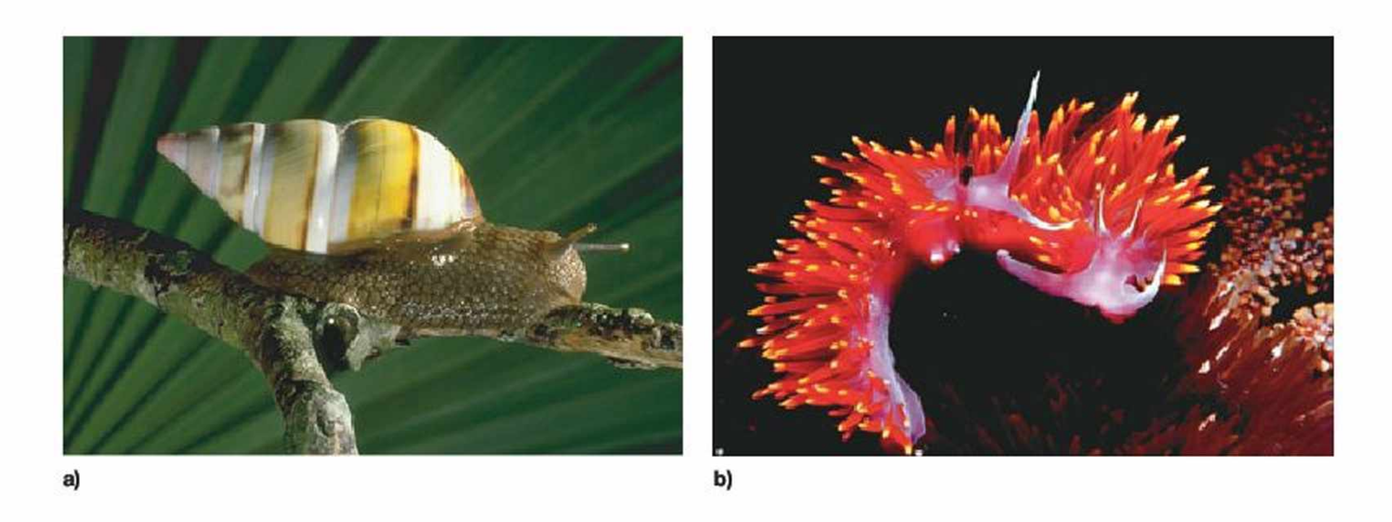


FIGURA 23-14 Diversidad de los moluscos gasterópodos
a) El caracol arbóreo de Florida ostenta una concha con rayas de brillante colorido y ojos en la punta de pedúnculos que se retraen instantáneamente si se les toca. ***b)*** La babosa de mar de mantilla española se dispone a aparearse. Los brillantes colores de muchas babosas de mar advierten a los depredadores potenciales que su sabor es desagradable.

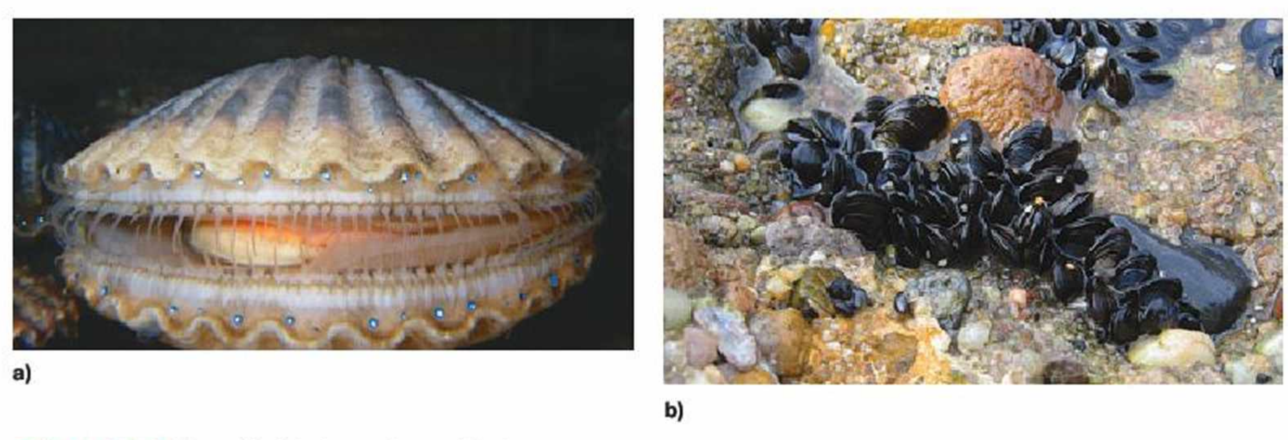


FIGURA 23-15 Diversidad de los moluscos bivalvos
a) Esta vieira nadadora separa sus conchas unidas por una bisagra. La concha superior está cubierta de una esponja incrustada. ***b)*** Los mejillones se adhieren a las rocas en densos agregados que quedan al descubierto durante la marea baja. Se observan percebes blancos adheridos a las conchas de los mejillones y a la roca de los alrededores.

más son importantes miembros de la comunidad marina próxima a los litorales. Los bivalvos poseen dos conchas unidas por una bisagra flexible. Un músculo cierra bruscamente las dos conchas en respuesta al peligro; este músculo es lo que nos sirven cuando pedimos vieiras en un restaurante.

Las almejas utilizan un pie muscular para escarbar en la arena o en el lodo. En los mejillones, que viven adheridos a las rocas, el pie es más pequeño y ayuda a secretar hebras que anclan el animal a las rocas. Las vieiras carecen de pie y se desplazan mediante una especie de caprichosa propulsión a chorro que consiguen al batir sus conchas. Los bivalvos se alimentan por filtración y usan sus branquias como estructuras tanto respiratorias como de alimentación. El agua circula sobre las branquias, las cuales están cubiertas de una capa mucosa que atrapa las partículas microscópicas de alimento. La agitación de los cilios que recubren las branquias envía el alimento a la boca. Probablemente debido a que se alimentan por filtración y a que no se desplazan mucho, los bivalvos "perdieron la cabeza" en el curso de su evolución.

Los cefalópodos son depredadores marinos

Los *cefalópodos* incluyen los pulpos, los nautilos, las jibias (o sepias) y los calamares (**FIGURA 23-16**). El invertebrado más grande, el calamar gigante, pertenece a este grupo. Todos los cefalópodos son depredadores carnívoros y todos son marinos. En estos moluscos, el pie ha evolucionado en tentáculos junto con capacidades quimiosensoriales bien desarrolladas y ventosas con las que localizan y sujetan a sus presas. La presa sujetada por medio de los tentáculos es inmovilizada por un veneno paralizante que existe en la saliva, antes de que las mandíbulas con forma de picos la desgarren.

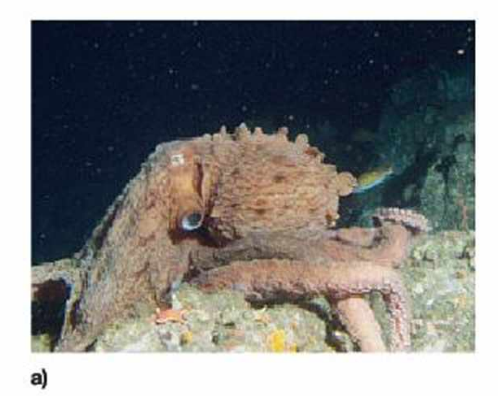
Los cefalópodos se desplazan con rapidez por medio de propulsión a chorro, la cual es generada lanzando agua con fuerza de la cavidad del manto. Los pulpos pueden recorrer el lecho marino utilizando sus tentáculos como si fueran múltiples patas ondulantes. Los movimientos rápidos y la vida activa de los pulpos son posibles gracias, en parte, a su sistema circulatorio cerrado. Los cefalópodos son los únicos moluscos con circulación cerrada, que permite transportar oxígeno y nutrimentos con mayor eficiencia que los sistemas circulatorios abiertos.

Los cefalópodos cuentan con cerebros y sistemas sensoriales altamente desarrollados. Los ojos de los cefalópodos rivalizan con los nuestros en complejidad y los superan en cuanto a la eficiencia del diseño. El cerebro de los cefalópodos, en especial el del pulpo, es excepcionalmente grande y complejo en comparación con el cerebro de otros invertebrados. Se encuentra encerrado en un estuche de cartílago parecido a un cráneo y dota al pulpo de capacidades de aprendizaje y memoria muy desarrolladas. En el laboratorio los pulpos aprenden rápidamente a asociar ciertos símbolos con el alimento y a abrir un frasco con tapa roscada para obtenerlo.

Los artrópodos son los animales que dominan la Tierra

En términos tanto de número de individuos como de número de especies, ningún otro filum animal se acerca a los *artrópodos* (filum Arthropoda), el cual incluye los insectos, arácnidos, miriápodos y crustáceos. Se ha descubierto alrededor de un millón de especies de artrópodos, y los científicos estiman que aún hay millones sin describir.

Todos los artrópodos tienen un **exoesqueleto**, es decir, un esqueleto externo que encierra al cuerpo del artrópodo como si fuera una armadura. El exoesqueleto, secretado por la *epidermis* (la capa externa de la piel), está formado principalmente de proteína y un polisacárido llamado *quitina*. Este esqueleto externo brinda protección contra los depredadores



a)





b)



c)

FIGURA 23-16 Diversidad de los moluscos cefalópodos
a) Un pulpo se arrastra con rapidez mediante sus ochos tentáculos con ventosas, y puede cambiar el color y la textura de su piel para confundirse con su entorno. En caso de una emergencia, este molusco retrocede impulsándose con el chorro que produce al contraer vigorosamente su manto. Los pulpos y los calamares emiten nubes de tinta de color púrpura oscuro para confundir a los depredadores que los persiguen. ***b)*** El calamar se desplaza exclusivamente contrayendo su manto para generar una propulsión a chorro que empuja al animal hacia atrás en el agua. ***c)*** El nautilo con celdas secreta una concha con celdas internas llenas de gas que le sirven para flotar. Observa sus ojos bien desarrollados y sus tentáculos para capturar presas.



FIGURA 23-17 El exoesqueleto permite los movimientos de precisión
Una araña comienza a envolver en seda al insecto capturado. Estas ágiles manipulaciones son posibles gracias al exoesqueleto y a los apéndices articulados que son característicos de los artrópodos.

y confiere a los artrópodos una agilidad mucho mayor en comparación con la de sus antepasados semejantes a los gusanos. El exoesqueleto es delgado y flexible en ciertas partes, lo que permite el movimiento de los pares de apéndices articulados. Mediante los apéndices duros pero flexibles y los puntos rígidos de fijación para los músculos, el exoesqueleto hace posible el vuelo del abejorro y las manipulaciones delicadas e intrincadas que la araña ejecuta al tejer su tela (FIGURA 23-17). Asimismo, el exoesqueleto contribuyó en alto grado a la invasión de hábitat terrestres por los artrópodos (éstos fueron los primeros animales terrestres; véase el capítulo 17) al brindar una cubierta impermeable para los tejidos húmedos y delicados, como los que se utilizan para el intercambio de gases.

Al igual que una armadura, el exoesqueleto de los artrópodos implica algunos problemas peculiares. En primer lugar, puesto que no puede expandirse a medida que el animal crece, periódicamente es necesario desechar, o **mudar**, el exoesqueleto para sustituirlo por uno más grande (FIGURA 23-18). La muda consume energía y deja al animal temporalmente vulnerable hasta que se endurece el nuevo exoesqueleto. (Los cangrejos de "caparazón blando" son simplemente cangrejos normales de "caparazón duro" atrapados durante el periodo de muda). El exoesqueleto también es pesado, y su peso aumenta de manera exponencial conforme el animal crece. No es simple coincidencia que los artrópodos más grandes sean crustáceos (cangrejos y langostas), cuyo hábitat acuático sostiene gran parte de su peso.

Los artrópodos están segmentados, pero sus segmentos tienden a ser pocos y especializados para desempeñar diferentes funciones como la percepción del ambiente, la alimentación y el movimiento (FIGURA 23-19). Por ejemplo, en los insectos las estructuras sensoriales y de alimentación se concentran en el segmento anterior, conocido como la *cabeza,* y las estructuras digestivas están confinadas en su mayoría en el *abdomen*, el segmento posterior del animal. Entre la cabeza y el abdomen está el *tórax*, el segmento al que están unidas las estructuras que se usan en la locomoción, como las alas y las patas para caminar.

Se necesita un eficiente intercambio de gases para suministrar suficiente oxígeno a los músculos que hacen posible el vuelo rápido, la natación o la carrera que ejercitan muchos artrópodos. En las formas acuáticas, como los crustáceos, el intercambio de gases se lleva a cabo en las branquias. En los artrópodos terrestres el intercambio de gases se realiza en los pulmones (en los arácnidos) o en la *tráquea*, una red de tubos respiratorios angostos ramificados que se abren al ambiente y que penetran en todas las partes del cuerpo. La mayoría de los artrópodos tienen sistemas circulatorios abiertos, igual que los moluscos, en los cuales la sangre baña directamente los órganos del hemocele.



FIGURA 23-18 Es necesario mudar el exoesqueleto periódicamente
Esta mantis religiosa (un insecto depredador) acaba de salir y cuelga junto al exoesqueleto (izquierda) que tuvo que mudar porque le resultaba pequeño.

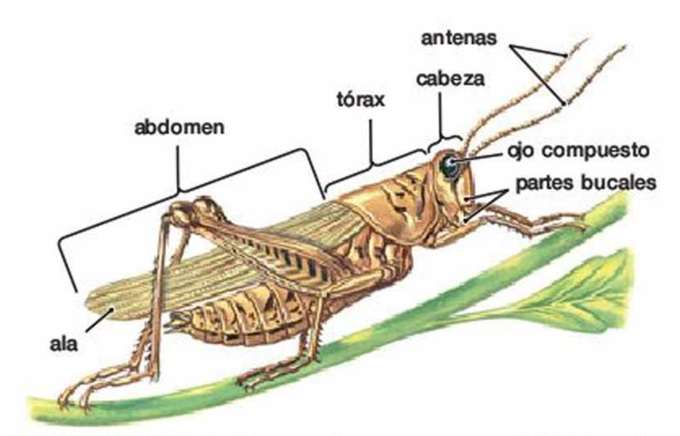


FIGURA 23-19 En los insectos los segmentos están fusionados y especializados
Los insectos, como este saltamontes, presentan fusión y especialización de segmentos corporales para formar una cabeza, un tórax y un abdomen definidos. Los segmentos son visibles en el abdomen, debajo de las alas.



FIGURA 23-20 Los artrópodos poseen ojos compuestos
Esta micrografía electrónica de barrido muestra el ojo compuesto de una mosca de la fruta. Los ojos compuestos consisten en un conjunto de elementos recolectores y sensores de luz cuya orientación brinda al artrópodo una vista panorámica del mundo. Los insectos tienen una razonable capacidad para formar imágenes y buena discriminación del color.

La mayoría de los artrópodos poseen un sistema sensorial bien desarrollado, incluidos los **ojos compuestos**, los cuales tienen múltiples detectores de luz (FIGURA 23-20), y sentidos táctiles y químicos agudos. El sistema nervioso de los artrópodos es similar en cuanto a organización al de los anélidos, aunque es más complejo; consta de un cerebro compuesto de ganglios fusionados y una serie de ganglios adicionales a lo largo del cuerpo que están vinculados por un cordón nervioso ventral. La capacidad de realizar movimientos finamente coordinados, aunada a destrezas sensoriales refinadas y a un sistema nervioso bien desarrollado, ha hecho posible la evolución de comportamientos complejos.

Los insectos son los únicos invertebrados capaces de volar

El número de especies descritas de *insectos* es de alrededor de 850,000, aproximadamente tres veces el número total de especies conocidas de todas las demás clases de animales juntas (FIGURA 23-21). Los insectos tienen un solo par de antenas y tres pares de patas, normalmente complementadas con dos pares de alas. La capacidad de volar de los insectos los distingue de todos los demás invertebrados y ha contribuido a su enorme éxito (véase la figura 23-21c). Como podrá atestiguar cualquiera que haya perseguido infructuosamente a una mosca, el vuelo le ayuda a escapar de los depredadores. Esta facultad también permite al insecto buscar el alimento que se encuentra muy disperso. Se ha seguido el rastro de enjambres de langostas (véase la figura 23-21d) que han podido viajar 320 kilómetros diariamente en busca de alimento; los investigadores siguieron la pista de un enjambre durante un recorrido que totalizó casi 4800 kilómetros. El vuelo exige un intercambio de gases rápido y eficiente que los insectos consiguen por medio de tráqueas.

Durante su desarrollo, los insectos sufren una **metamorfosis**, que por lo regular implica un cambio radical de la forma corporal, de la juvenil a la adulta. En los insectos con metamorfosis completa, la etapa inmadura, llamada **larva**, tiene apariencia de gusano (por ejemplo, el gusano de la mosca doméstica o la oruga de una polilla o de una mariposa; véase la figura 23-21e). La larva sale de un huevecillo, crece comiendo con voracidad, muda su exoesqueleto varias veces y luego se convierte en una forma que no se alimenta llamada **pupa**. Encerrada en una cubierta exterior, la pupa sufre un cambio radical de su cuerpo para surgir en su forma adulta con alas. Los adultos se aparean y depositan los huevecillos, con lo cual prosigue el ciclo. La metamorfosis puede incluir un cambio de dieta además del cambio de forma, con lo cual se elimina la competencia por el alimento entre adultos y jóvenes, y en ciertos casos permite al insecto explotar diferentes alimentos cuando son más abundantes. Por ejemplo, una oruga que se alimenta de brotes verdes en la primavera se transforma en una mariposa que chupa néctar de las flores que se abren en el verano. Ciertos insectos sufren una metamorfosis gradual (llamada metamorfosis incompleta); las formas juveniles tienen algún parecido con los adultos y después adquieren poco a poco más rasgos de adulto a medida que crecen y mudan.

Los biólogos clasifican esta asombrosa diversidad de insectos en varias docenas de órdenes, de los cuales describiremos aquí tres de los más grandes.

Orden Lepidoptera. Mariposas y polillas

Éste es quizá el grupo de insectos más llamativo y mejor estudiado de todos. Las alas de hermosos diseños brillantes y coloridos, a veces iridiscentes, de muchas especies de mariposas y polillas se deben a los pigmentos y a las estructuras que refractan la luz que nacen de las escamas que cubren las alas de todos los miembros de este grupo. (Quizá habrás notado que las escamas son una especie de polvo que se pega en la mano cuando sujetas a una mariposa o una polilla). Las mariposas vuelan principalmente durante el día, y las polillas durante la noche (aunque hay excepciones a esta regla general, como la polilla esfinge parecida al colibrí, a la que a menudo se ve alimentándose de flores durante el día). La evolución de las mariposas y polillas se ha vinculado estrechamente con la evolución de las plantas con flores. Las mariposas y polillas, en todas las etapas de su vida, se alimentan casi exclusivamente de plantas con flor. Por su parte, muchas especies de estas plantas dependen de las mariposas y polillas para su polinización.

Orden Hymenoptera. Abejas, hormigas y avispas

Estos insectos son conocidos por muchos por su picadura dolorosa. Muchas especies de este grupo están equipadas con un aguijón con púas que se prolonga desde el abdomen y que sirve para inyectar veneno a la presa o víctima, el cual puede ser extremadamente tóxico pero, afortunadamente para los humanos, la cantidad que produce cada insecto es muy pequeña. No obstante, a veces la cantidad es suficiente como para causar un dolor considerable. Solamente las hembras tienen aguijón, el cual sirve para defender sus nidos de los depredadores potenciales. Sin embargo, la defensa no es la única función de los aguijones. Muchas avispas, por ejemplo, tienen una forma de reproducción parasitaria: ponen un huevecillo dentro del cuerpo de otra especie, por lo general una oruga, la cual se convierte en el alimento de la larva de la avispa después de su incubación. Antes de poner su huevecillo, la avispa pica a la oruga y la paraliza.

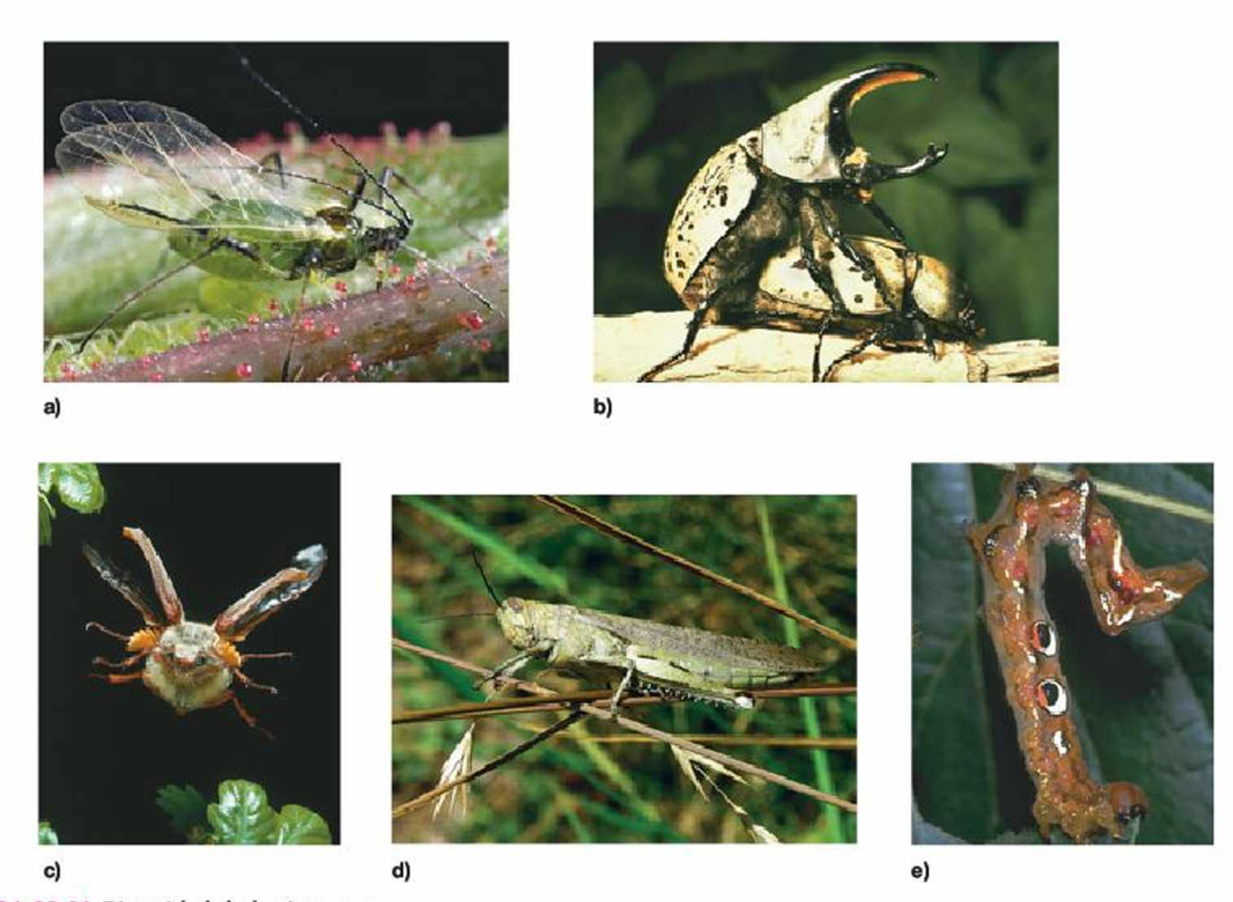


FIGURA 23-21 Diversidad de los insectos
a) El áfido de la rosa chupa el jugo de las plantas rico en azúcar. ***b)*** Apareamiento de dos escarabajos Hércules. Sólo el macho tiene "cuernos" grandes. ***c)*** Un escarabajo de junio exhibe sus dos pares de alas mientras se prepara para aterrizar. Las alas exteriores protegen el abdomen y las alas interiores, que son relativamente delgadas y frágiles. ***d)*** Los insectos como esta langosta causan grandes estragos tanto en los cultivos como en la vegetación natural. ***e)*** Las orugas son formas larvarias de palomillas o mariposas. Esta oruga de la palomilla australiana chupadora de frutos ostenta dibujos que semejan grandes manchas oculares y ahuyentan a los depredadores potenciales que las toman por ojos de un animal grande.

La conducta social de algunas especies de hormigas y abejas es extraordinariamente intrincada. Tales especies forman colonias muy grandes con una organización compleja en la cual los individuos se especializan en tareas particulares como recolección de alimentos, defensa, reproducción y crianza de las larvas. La organización y división del trabajo en estas sociedades de insectos requiere de niveles de comunicación y aprendizaje comparables con los de los vertebrados. Las notables tareas sociales que realizan estos insectos incluyen la manufactura y el almacenamiento del alimento (miel) en el caso de las abejas, y la "labor agrícola" de las especies de hormigas que cultivan hongos en cámaras subterráneas u "ordeñan" a pulgones al hacer que secreten un líquido nutritivo.

Orden Coleoptera. Escarabajos

El orden de insectos más grande es el de los escarabajos, que representan aproximadamente un tercio de las especies de los insectos conocidos. Como es de esperarse, en un grupo tan grande como éste, los escarabajos muestran una amplísima variedad de formas, tamaños y estilos de vida. Todos los escarabajos, sin embargo, tienen una dura estructura exoesquelética protectora que cubre sus alas. Los escarabajos son responsables de muchas pestes que destruyen las cosechas, como el escarabajo de la papa de Colorado, el gorgojo de los granos y el escarabajo japonés. Sin embargo, algunos otros, como el escarabajo mariquita, son depredadores que se emplean para controlar las pestes de insectos.

Entre las muchas fascinantes adaptaciones de los escarabajos, una de las más impresionantes se encuentra en el escarabajo bombardero. Esta especie se defiende de las hormigas y otros enemigos lanzando un chisguete tóxico desde una estructura en forma de boquilla rociadora ubicada en el extremo del abdomen. El escarabajo también es capaz de apuntar con precisión este chisguete, el cual sale con una fuerza explosiva a una temperatura superior a los 93°C. El escarabajo puede llevar esta arma con seguridad porque no está presente de forma permanente en el cuerpo del animal, sino que la fabrica rápidamente cuando la necesita, al mezclar dos sustancias que almacena en dos glándulas independientes. Cada una de estas sustancias es inofensiva, pero cuando se mezclan, forman un líquido hirviente muy cáustico.

La mayoría de los arácnidos son depredadores carnívoros

Los *arácnidos* comprenden las arañas, los ácaros, las garrapatas y los escorpiones (**FIGURA 23-22**). Todos los miembros de la clase Arachnida carecen de antenas y tienen ocho patas para caminar, y la mayoría de ellos son carnívoros. Muchos subsis-



b)



a)



c)

FIGURA 23-22 Diversidad de los arácnidos
a) La tarántula es una de las arañas más grandes, pero es relativamente inofensiva. ***b)*** Los escorpiones que habitan en climas cálidos, como el de los desiertos del suroeste de Estados Unidos, paralizan a su presa con el veneno del aguijón que tienen en la punta del abdomen. Unas pocas especies hacen daño a los seres humanos. **c)** Dos garrapatas antes (izquierda) y después (derecha) de alimentarse de sangre. El exoesqueleto desinflado es flexible y está plegado, lo que permite al animal hincharse grotescamente cuando se alimenta.

ten a base de una dieta líquida de sangre o de presas predigeridas. Por ejemplo, las arañas, las más numerosas de los arácnidos, primero paralizan a su víctima indefensa por medio de un veneno. Luego inyectan enzimas digestivas en la indefensa víctima (por lo general un insecto) y chupan el líquido resultante. Los arácnidos respiran por la tráquea, los pulmones, o ambos órganos.

En contraste con los ojos compuestos de los insectos y crustáceos, los arácnidos tienen ojos simples, cada uno con una sola lente. La mayoría de las arañas tienen ocho ojos dispuestos de forma tal que ofrecen una vista panorámica de los depredadores y las presas. Los ojos son sensibles al movimiento, y en algunas especies de arañas, en especial las que cazan activamente y que carecen de telaraña, los ojos probablemente forman imágenes. Sin embargo, la mayor parte de la percepción de las arañas no es a través de los ojos, sino de pelo sensorial. Todas las arañas son peludas, y buena parte de su pelo desempeña funciones sensoriales. Cierto pelo de las arañas es sensible al tacto, lo que les ayuda a percibir las presas, su pareja y el entorno. Otro tipo de pelo es sensible a las sustancias químicas y funciona como órgano del olfato y del gusto. El pelo también responde a las vibraciones del aire, suelo o de la telaraña, lo que permite a las arañas sentir el movimiento cercano que producen los depredadores, las presas u otras arañas.

Entre las características que distinguen a las arañas es su producción de hilos de proteína que se conocen como seda. Las arañas la manufacturan en unas glándulas especiales situadas en el abdomen y la usan para realizar una variedad de funciones, como tejer la telaraña para atrapar a las presas, envolverlas e inmovilizarlas, construir refugios protectores, hacer capullos para sus huevecillos, así como para fabricar "cables de arrastre" que conectan a la araña con su tela u otra superficie para sostener su cuerpo si llega a caerse. Cada una de estas funciones requiere de la seda pero con diferentes propiedades, y la mayoría de las arañas fabrican diferentes clases de seda. La seda de la araña es una fibra asombrosamente ligera, resistente y elástica. La seda del llamado "cable de arrastre" es tan fuerte o más que un alambre de acero del mismo calibre, y sin embargo es tan elástica como el hule. Los ingenieros químicos han estado tratando durante mucho tiempo de desarrollar una fibra que incorpore esta combinación de resistencia y elasticidad. A pesar de los estudios cuidadosos realizados sobre la estructura de la seda de la araña, el hombre no ha podido fabricar con éxito ninguna sustancia que presente las características de tal fibra. Algunos investigadores han aplicado en este problema las técnicas de la biotecnología, insertando en el laboratorio los genes de la araña que codifican las proteínas de la seda en células de mamíferos o de bacterias. Ellos esperan que se pueda inducir a las células a que produzcan la seda de araña.

Los miriápodos tienen muchas patas

Los *miriápodos* incluyen los ciempiés y milpiés, cuya característica más prominente es su abundancia de extremidades (FIGURA 23-23). La mayoría de las especies de milpiés tienen entre 100 y 300 extremidades. Los ciempiés no tienen tantas





FIGURA 23-23 Diversidad de los miriápodos
a) Los ciempiés y *b*) los milpiés son artrópodos nocturnos comunes. Cada segmento del cuerpo de un ciempiés tiene un par de extremidades, mientras que cada segmento de un milpiés tiene dos pares.

extremidades, ya que una especie típica tiene alrededor de 70, aunque muchas especies tienen menos. Tanto los ciempiés como los milpiés tienen un par de antenas. Las extremidades y antenas de los ciempiés son más largas y más delicadas que las de los milpiés. Los miriápodos tienen ojos muy simples que detectan la luz y la oscuridad, pero no forman imágenes. En algunas especies, el número de ojos es elevado y puede llegar hasta 200. Los miriápodos respiran por medio de la tráquea.

Los miriápodos habitan exclusivamente en entornos terrestres y viven principalmente en la tierra, en la hojarasca o debajo de troncos de árboles y piedras. Los ciempiés por lo general son carnívoros, capturan su alimento (en su mayoría otros artrópodos) con sus extremidades delanteras, las cuales están modificadas como garras filosas que inyectan veneno a la víctima. Las picaduras de los ciempiés grandes son dolorosas para los humanos. En contraste, la mayoría de los milpiés no son depredadores, pues se alimentan de vegetación en descomposición y detritus. Cuando se les ataca, muchos milpiés se defienden secretando un líquido de olor y sabor muy desagradables.

Casi todos los crustáceos son acuáticos

Los *crustáceos*, que incluyen cangrejos, langostinos, langostas, camarones y percebes, constituyen la única clase de artrópodos cuyos integrantes viven principalmente en el agua (**FIGURA 23-24**). Los crustáceos fluctúan en cuanto al tamaño desde los maxilópodos microscópicos, que habitan en los espacios que dejan entre sí los granos de arena, hasta el más grande de todos los artrópodos, el cangrejo japonés, con patas que miden casi 4 metros de extremo a extremo. Los crustáceos tie-



a)



b)



c)

d)

FIGURA 23-24 Diversidad de los crustáceos
a) La microscópica pulga de agua es común en los estanques de agua dulce. Observa los huevecillos que se desarrollan dentro del cuerpo. *b)* La cochinilla, que habita en lugares húmedos y oscuros, por ejemplo, debajo de las piedras, hojas y troncos en descomposición, es uno de los pocos crustáceos que han logrado invadir la tierra con éxito. *c)* El cangrejo ermitaño protege su blando abdomen ocupando una concha de caracol abandonada. *d)* El percebe cuello de ganso se vale de un tallo resistente y flexible para anclarse a las rocas, botes o incluso animales como las ballenas. Otros tipos de percebes se adhieren mediante conchas que parecen volcanes en miniatura (véase la figura 23-15b). Los primeros naturalistas pensaron que los percebes eran moluscos hasta que observaron sus patas articuladas (que aquí se observan extendidas en el agua).

nen dos pares de antenas sensoriales, pero el resto de sus apéndices varían considerablemente en cuanto a forma y número, dependiendo del hábitat y modo de vida de la especie. La mayoría de los crustáceos tienen ojos compuestos parecidos a los de los insectos, y casi todos respiran por medio de branquias.

Los gusanos redondos abundan y en su mayoría son diminutos

Aunque por lo general, y felizmente, no nos damos cuenta de su presencia, los *gusanos redondos* (filum Nematoda) están en casi todas partes. Los gusanos redondos, a los que también se conoce como *nematodos*, han colonizado casi todos los hábitat del planeta y desempeñan un importante papel en la descomposición de la materia orgánica. Estos gusanos son extraordinariamente numerosos; una sola manzana podrida puede contener hasta 100,000 nematodos y miles de millones de ellos prosperan en cada hectárea de terreno fértil. Asimismo, casi todas las especies vegetales y animales brindan alojamiento a varias especies de nematodos parásitos.

Además de ser abundantes y omnipresentes, los nematodos son variados. Aunque sólo se ha dado nombre a alrededor de 12,000 especies de gusanos redondos, podrían existir hasta 500,000. La mayoría de ellas son microscópicas, como las que se muestran en la FIGURA 23-25, aunque algunas formas de nematodos parásitos alcanzan hasta un metro de largo.

Los nematodos tienen un arreglo corporal bastante sencillo, con un intestino tubular y un seudoceloma lleno de líquido que rodea a los órganos y forma un esqueleto hidrostático. Una resistente cutícula inanimada y flexible encierra y protege el delgado cuerpo alargado, que muda en forma periódica. La muda de los gusanos redondos revela que comparten una herencia evolutiva con los artrópodos y otros fila de ecdysozoos. Los órganos sensoriales de la cabeza transmiten información a un "cerebro" simple, compuesto de un anillo nervioso.

Al igual que los gusanos planos, los nematodos carecen de sistemas circulatorio y respiratorio. Puesto que la mayoría de los nematodos son extremadamente delgados y consumen muy poca energía, la difusión basta para el intercambio de gases y la distribución de nutrimentos. Casi todos los nematodos se reproducen sexualmente, y los sexos están separados: el macho (que normalmente es más pequeño) fecunda a la hembra introduciendo espermatozoides en el cuerpo de ésta.

Durante nuestra vida, es probable que nos parasite alguna de las 50 especies de gusanos redondos que infectan a los humanos. La mayoría de estos gusanos son relativamente inofensivos, pero existen excepciones importantes. Por ejemplo, las larvas del anquilosoma presentes en el suelo pueden introducirse por los pies humanos, pasar al torrente sanguíneo y llegar al intestino, donde provocan un sangrado continuo. Otro nematodo parásito peligroso, la *Trichinella*, causa la enfermedad llamada triquinosis. Los gusanos *Trichinella* pueden infectar a la gente que ingiere carne de cerdo mal cocida, la cual puede contener hasta 15,000 quistes larvarios por gramo (FIGURA 23-26a). Los quistes eclosionan en el tracto digestivo humano e invaden los vasos sanguíneos y los músculos, provocando hemorragias y daño muscular.

Los nematodos parásitos también representan un peligro para los animales domésticos. Los perros, por ejemplo, son susceptibles a la lombriz del corazón que se transmite por los mosquitos (FIGURA 23-26b). En el sur de Estados Unidos, y cada vez más en otras partes de ese país, la lombriz del corazón representa una grave amenaza para la salud de las mascotas sin protección.

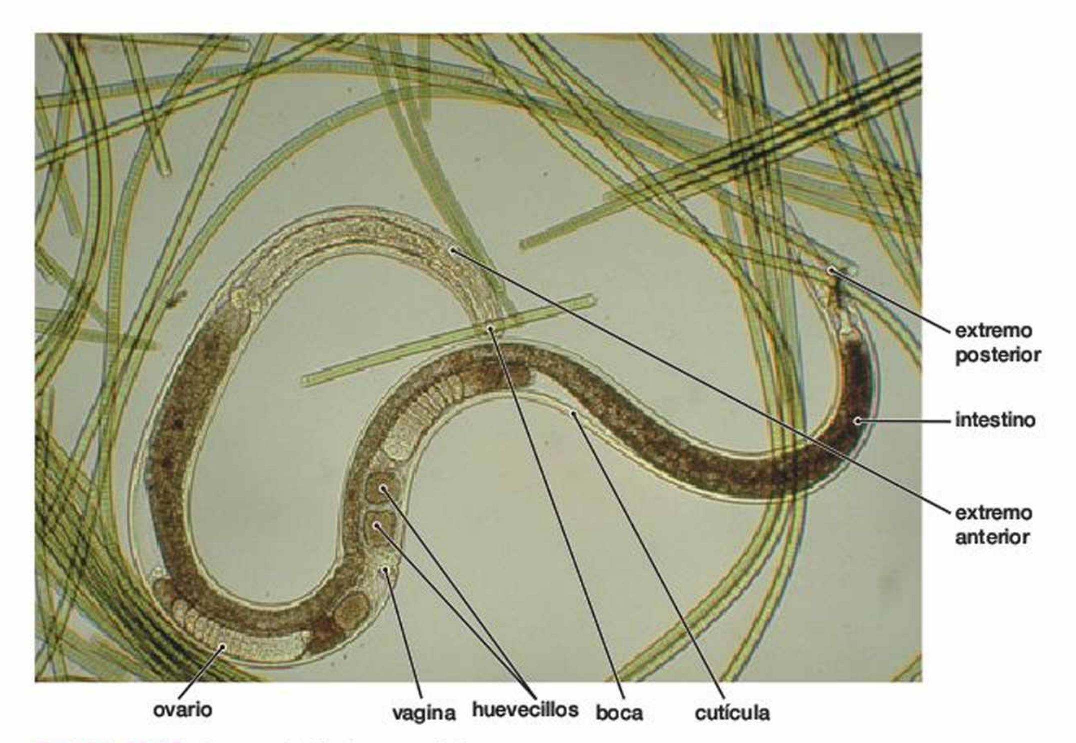


FIGURA 23-25 Un nematodo de agua dulce
En el interior de este nematodo de agua dulce hembra, que se alimenta de algas, se observan los huevecillos.


a)

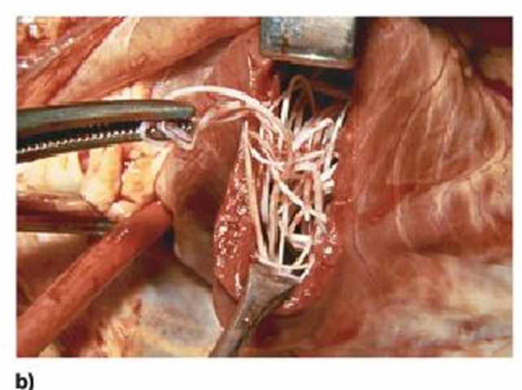

b)

FIGURA 23-26 Algunos nematodos parásitos
a) Larva del gusano *Trichinella* enquistada en el tejido muscular de un cerdo, donde puede vivir hasta 20 años. ***b)*** Lombrices del corazón adultas en el corazón de un perro. Las formas juveniles entran en el torrente sanguíneo, donde pueden ser ingeridas por los mosquitos y transmitidas a otro perro por la picadura de un mosquito infectado.

Los equinodermos tienen un esqueleto de carbonato de calcio

Los *equinodermos* (filum Echinodermata) se encuentran solamente en el ambiente marino, y sus nombres comunes tienden a evocar los hábitat salados: dólares de arena, erizos de mar, estrellas de mar, pepinos de mar y lirios marinos (FIGURA 23-27). El nombre "equinodermo" (del griego, "piel de puerco espín") se relaciona con las espinas o protuberancias que sobresalen de la piel de la mayoría de los equinodermos. Estas espinas están especialmente bien desarrolladas en los erizos de mar y son mucho más pequeñas en las estrellas de mar y en los pepinos de mar. Las espinas y protuberancias de los equinodermos son en realidad prolongaciones de un **endoesqueleto** (esqueleto interno) formado de placas de carbonato de calcio que están debajo de la piel externa.

Los equinodermos muestran desarrollo de deuterostoma y están ligados por una ascendencia común con los demás fila de deuterostomados, incluidos los cordados que se describen más adelante. Los deuterostomados constituyen un grupo de ramas del árbol evolutivo mayor de los animales de simetría bilateral, pero en los equinodermos ésta se expresa sólo en los embriones y en las larvas que nadan libremente. Un equinodermo adulto, en cambio, tiene simetría radial y carece de cabeza. Esta ausencia de cefalización es congruente con la existencia de ritmo lento o sésil de los equinodermos. En su mayoría, los equinodermos se mueven con gran lentitud mientras se alimentan de algas o pequeñas partículas que tamizan de la arena o del agua. Algunos equinodermos son depredadores "de cámara lenta". Por ejemplo, las estrellas de mar persiguen a las presas que se desplazan más lentamente que ellas, como los moluscos bivalvos.

Los equinodermos se desplazan sobre numerosos y diminutos *pies tubulares,* unas delicadas protuberancias cilíndricas que se extienden a partir de la superficie inferior del cuerpo y terminan en una ventosa. Los pies tubulares son parte de un componente exclusivo de los equinodermos, el *sistema vascular acuoso*, que interviene en la locomoción, la respiración y la captura de alimento (FIGURA 23-28). El agua de mar ingresa por una abertura (la *placa cribosa*) de la superficie superior del animal y pasa por un canal circular central del cual parten varios canales radiales. Estos canales llevan agua a los pies tubulares, cada uno de los cuales está controlado por un bulbo exprimidor muscular. La contracción de este bulbo fuerza la entrada de agua en el pie tubular provocando que éste se extienda. La ventosa se puede comprimir contra el lecho marino o algún objeto comestible, al cual se adhiere firmemente hasta que se libera la presión.

Los equinodermos tienen un sistema nervioso relativamente simple, sin cerebro definido. Sus movimientos son

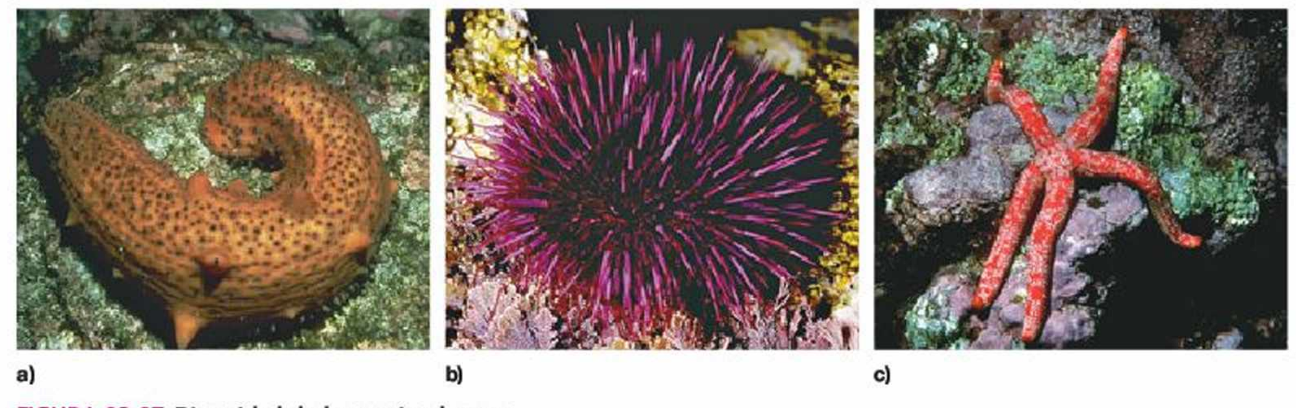

a) b) c)

FIGURA 23-27 Diversidad de los equinodermos
a) Un pepino de mar se alimenta de desechos que encuentra en la arena. ***b)*** Las espinas del erizo de mar son en realidad extensiones del esqueleto interno. ***c)*** La estrella de mar tiene espinas más pequeñas y por lo regular cuenta con cinco brazos.

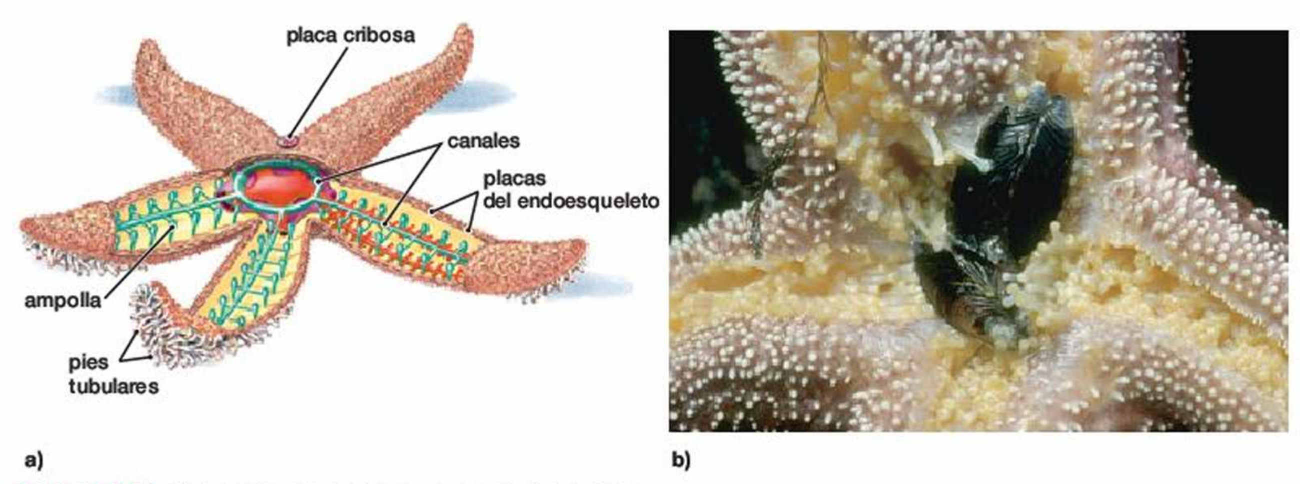


FIGURA 23-28 Sistema vascular acuoso de los equinodermos
a) La presión cambiante dentro de sistema vascular lleno de agua de mar extiende o contrae los pies tubulares. *b)* La estrella de mar suele alimentarse de moluscos como este mejillón. Para alimentarse, la estrella de mar adhiere muchos pies tubulares a las conchas del mejillón y tira de ellos fuertemente. Después, la estrella de mar voltea de adentro hacia fuera el delicado tejido de su estómago, extendiéndolo a través de su boca ventral situada en el centro. Una abertura de las conchas del mejillón de menos de un milímetro es suficiente para que el estómago pueda comenzar a entrar. Una vez que lo consigue, el tejido estomacal secreta enzimas digestivas que debilitan al molusco, haciendo que se abra aún más. El alimento parcialmente digerido es transportado a la parte superior del estómago, donde se completa la digestión.

coordinados sin mucha precisión por un sistema consistente en un anillo nervioso que circunda el esófago, nervios radiales hacia el resto del cuerpo y una red nerviosa a través de la epidermis. En las estrellas de mar, unos receptores simples de luz y sustancias químicas se concentran en las puntas de los brazos y hay células sensoriales dispersas por toda la piel. En algunas especies de estrellas de mar, los receptores de luz están asociados con lentes diminutos, más pequeños que el grosor del cabello humano, que captan la luz y la enfocan hacia receptores. La calidad óptica de estas "microlentes" es excelente, muy superior a cualquier otra lente del mismo tamaño fabricada por el hombre.

Los equinodermos carecen de sistema circulatorio, aunque el movimiento del líquido de su bien desarrollado celoma cumple esta función. El intercambio de gases tiene lugar a través de los pies tubulares y, en ciertas formas, mediante numerosas y pequeñísimas "agallas cutáneas" que se proyectan a través de la epidermis. Casi todas las especies tienen sexos separados y se reproducen liberando espermatozoides y óvulos en el agua, donde se lleva a cabo la fecundación.

Muchos equinodermos tienen la facultad de regenerar partes corporales que han perdido, y esta capacidad de regeneración es especialmente notable en las estrellas de mar. De hecho, un solo brazo de estrella de mar es capaz de transformarse en un animal completo, siempre y cuando esté unido a un fragmento del cuerpo central. Cuando esta facultad aún no era ampliamente conocida, un grupo de pescadores intentó eliminar las estrellas de mar que atacaban los criaderos de mejillones partiéndolas en pedazos y devolviendo éstos al mar. Por supuesto, su estrategia resultó contraproducente.

Los cordados incluyen a los vertebrados

El filum Chordata, que abarca a los animales vertebrados, incluye también unos cuantos grupos de invertebrados, como los tunicados y los anfioxos. Explicaremos estos invertebrados cordados y sus parientes en el capítulo 24.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

BÚSQUEDA DE UN MONSTRUO MARINO



La búsqueda emprendida por Clyde Roper de un calamar gigante le condujo a organizar tres importantes expediciones. La primera de ellas la llevó a cabo en las aguas de las islas Azores en el Atlántico. Puesto que los cachalotes cazan a los calamares gigantes, Roper pensó que aquellos le conducirían al hábitat de los calamares. Para comprobar esta idea, él y su equipo fijaron cámaras de video en los cachalotes, lo que permitiría a los científicos observar lo que los cachalotes veían. Estas cámaras revelaron una gran cantidad de nueva información acerca del comportamiento de los cachalotes, pero por desgracia no había rastro de ningún calamar gigante.

La siguiente expedición de Roper se llevó a cabo en el cañón Kaikoura, un zona de aguas muy profundas (1000 metros) frente a las costas de Nueva Zelanda. Los científicos escogieron este lugar porque los botes de pesca habían capturado recientemente varios calamares gigantes en los alrededores. Las cámaras se colocaron de nuevo en los cachalotes; pero esta vez las cámaras móviles se complementaron con una cámara fija a la que le colocaron carnada y un pequeño submarino controlado por medios electrónicos. Sin embargo, tampoco esta gran inversión de tiempo, dinero y equipo permitió avistar calamares gigantes.

Unos cuantos años después, Roper formó un equipo de científicos y regresaron al cañón Kaikoura. En esta ocasión, el grupo pudo utilizar el Deep Rover, un submarino para un solo tripulante, con el fin de observar a profundidades de hasta 670 metros.

Los científicos emplearon el Deep Rover para explorar el cañón y seguir a los cachalotes con la esperanza de que les guiaran al hábitat del calamar gigante. Por desgracia, esto resultó otro fracaso porque los científicos no pudieron encontrar ningún calamar gigante.

Aunque Roper ha proseguido con su búsqueda del calamar gigante con una insistencia extraordinaria, no es el único en tratar de darle aunque sea un vistazo a esta criatura. Otros equipos de investigadores han estado organizando expediciones para localizar al calamar gigante y fue uno de estos grupos el que finalmente pudo obtener la primera (y hasta hoy la única) grabación del calamar gigante en vivo. Los investigadores, trabajando fuera de las costas de Japón, colocaron una cámara de video en una larga línea de pesca con una carnada en la punta. Durante muchas horas arrastraron la línea de pesca por el agua a una profundidad de 900 metros, y finalmente tuvieron su recompensa con unas imágenes del calamar gigante que había atacado a la carnada (**FIGURA 23-29**).

Piensa en esto Steve O'Shea, otro científico interesado en el calamar gigante, capturó a algunos calamares jóvenes en 2002. Estos pequeños animales, de tan sólo unos pocos milímetros de largo, sobrevivieron en cautiverio durante unas cuantas horas, pero su identidad como calamares gigantes se confirmó al comparar su DNA con el de los especímenes adultos preservados. O'Shea cree que con más investigación y experiencia, aprenderá a criar estos jóvenes ejemplares hasta que lleguen a la adultez. Puesto que los fondos destinados a las investigaciones son limitados, ¿cuál enfoque es el mejor? ¿Aprenderíamos más viendo al calamar gigante en su estado natural en las profundidades de los océanos, o capturando a calamares pequeños en la superficie de los mares para criarlos en el laboratorio?



FIGURA 23-29 Un calamar gigante se acerca a la línea de pesca con la carnada.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

23.1 ¿Cuáles son las principales características de los animales?

Los animales son organismos multicelulares y heterótrofos, que se reproducen sexualmente. La mayoría de ellos perciben y reaccionan rápidamente a los estímulos ambientales y tienen motilidad en cierta etapa de su vida. Sus células carecen de pared celular.

23.2 ¿Qué características anatómicas marcan los puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales?

Los animales primitivos no tenían tejidos, una característica que conservan las actuales esponjas. Todos los demás animales modernos tienen tejidos. Los animales con tejidos pueden dividirse en grupos con simetría radial y con simetría bilateral. Durante el desarrollo embrionario, los animales de simetría radial tienen dos capas germinales; los animales de simetría bilateral tienen tres. Los animales de simetría bilateral también tienden a concentrar sus órganos sensoriales y grupos de neuronas en la cabeza, un proceso llamado *cefalización*. Los fila bilaterales se dividen en dos grupos principales, uno de los cuales presenta el desarrollo de protostoma, y el otro experimenta el desarrollo de deuterostoma. El filum de los protostomados, a la vez, se divide en ecdisozoos y lofotrocozoos. Algunos fila de animales de simetría bilateral carecen de cavidades corporales, pero la mayoría de ellos tienen seudocelomas o celomas verdaderos.

Web tutorial 23.1 La arquitectura de los animales

23.3 ¿Cuáles son los principales fila de animales?

Los cuerpos de las esponjas (filum Porifera) son típicamente sésiles y de forma irregular . Las esponjas tienen relativamente pocos tipos de células. Las esponjas poseen relativamente pocos tipos de células. A pesar de la división del trabajo entre los tipos de células, hay poca coordinación de la actividad. Las esponjas carecen de músculos y de nervios necesarios para la coordinación del movimiento, y la digestión tiene lugar exclusivamente dentro de las células individuales.

Las hidras, anémonas y medusas (filum Cnidaria) tienen tejidos. Una sencilla red de células nerviosas dirige la actividad de las células contráctiles, lo que permite la coordinación de los movimientos. La digestión es extracelular y tiene lugar en una cavidad central gastrovascular con una sola abertura. Los cnidarios muestran simetría radial, una adaptación tanto a la vida de flotación libre de la medusa y como a la existencia sedentaria del pólipo.

Los gusanos planos (filum Platyhelminthes) tienen una cabeza con órganos sensoriales y un cerebro sencillo. Un sistema de canales que forma una red a través del cuerpo ayuda a la excreción. Los gusanos planos carecen de cavidad corporal.

Los gusanos segmentados (filum Annelida) son los más complejos de los gusanos, con un sistema circulatorio cerrado bien desarrollado y órganos excretores que se asemejan a la unidad básica del riñón de los vertebrados. Los gusanos segmentados tienen un sistema digestivo de compartimientos, como el de los vertebrados, que procesan el alimento en secuencia. Los anélidos tienen también un celoma verdadero, es decir, un espacio lleno de líquido, entre la pared corporal y los órganos internos.

Los caracoles, las almejas y los calamares (filum Mollusca) carecen de esqueleto; algunas formas protegen el suave y húmedo cuerpo muscular con una sola concha (muchos gasterópodos y pocos cefalópodos) o con un par de conchas con bisagra (bivalvas). La carencia de una cubierta exterior impermeable limita a este filum a los hábitat acuáticos y terrestres húmedos. Aunque el cuerpo de los gasterópodos y los bivalvos limita la complejidad de su

comportamiento, los tentáculos de los cefalópodos son capaces de controlar con precisión los movimientos. El pulpo posee un cerebro más complejo y una capacidad de aprendizaje más desarrollada que cualquier otro invertebrado.

Los artrópodos, insectos, arácnidos, milpiés, ciempiés y crustáceos (filum Arthropoda) son los organismos más diversos y abundantes sobre la Tierra. Han invadido casi cada hábitat terrestre y acuático disponible. Sus apéndices articulados y los sistemas nerviosos bien desarrollados hacen posible un comportamiento complejo bien coordinado. El exoesqueleto (que conserva el agua y brinda soporte) y las estructuras respiratorias especializadas (que permanecen húmedas y protegidas) hacen posible que los insectos y arácnidos habiten en terrenos secos. La diversificación de los insectos es aún mayor por su capacidad para volar. Los crustáceos, que incluyen los artrópodos más grandes, están restringidos a los hábitat húmedos, generalmente acuáticos, y respiran por medio de branquias.

Los gusanos redondos (filum Nematoda) poseen boca y ano separados, y una capa cuticular que mudan.

Las estrellas de mar, los erizos de mar y los pepinos de mar (filum Echinodermata) son un grupo exclusivamente marino. Al igual que otros invertebrados complejos y cordados, las larvas de los equinodermos son de simetría bilateral; sin embargo, los adultos muestran simetría radial. Esto, además de un sistema nervioso primitivo que carece de cerebro, los adapta a una existencia relativamente sedentaria. El cuerpo de los equinodermos está sostenido por un esqueleto interno inerte que proyecta extensiones a través de la piel. El sistema vascular acuoso, que interviene en la locomoción, alimentación y respiración, es una característica exclusiva de los equinodermos.

El filum Chordata incluye dos grupos de invertebrados, los anfioxos y tunicados, así como a los vertebrados.

TÉRMINOS CLAVE

cefalización *pág. 456*
celoma *pág. 456*
cordones nerviosos *pág. 462*
deuterostoma *pág. 457*
ectodermo *pág. 455*
endodermo *pág. 455*
endoesqueleto *pág. 475*
esqueleto hidrostático *pág. 464*
exoesqueleto *pág. 468*
ganglio *pág. 462*
gemación *pág. 459*
hemocele *pág. 466*
hermafrodita *pág. 462*
invertebrado *pág. 457*
larva *pág. 470*
mesodermo *pág. 455*
metamorfosis *pág. 470*
muda *pág. 469*
ojo compuesto *pág. 470*
parásito *pág. 462*
protostoma *pág. 457*
pupa *pág. 470*
segmentación *pág. 464*
seudoceloma *pág. 456*
simetría bilateral *pág. 455*
simetría radial *pág. 455*
sistema circulatorio abierto *pág. 466*
sistema circulatorio cerrado *pág. 464*
tejido *pág. 455*
vertebrado *pág. 457*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Lista las características que distinguen a cada uno de los fila explicados en este capítulo, y da un ejemplo de cada uno.

2. Describe brevemente cada una de las siguientes adaptaciones y explica su importancia adaptativa: simetría bilateral, cefalización, sistema circulatorio cerrado, celoma, simetría radial, segmentación.

3. Describe y compara los sistemas respiratorios en las tres clases de artrópodos principales.

4. Describe las ventajas y desventajas del exoesqueleto de los artrópodos.

5. Indica en cuál de las tres clases de moluscos principales se presenta cada una de las siguientes características:

a) dos conchas con bisagra
b) una rádula
c) tentáculos
e) algunos miembros sésiles
e) los cerebros más desarrollados
f) numerosos ojos

6. Menciona tres funciones del sistema vascular acuoso de los equinodermos.
7. La simetría radial es una adaptación ¿a qué modo de vida? ¿Y la simetría bilateral?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. La clase Insecta es el taxón más grande de animales sobre la Tierra. Su mayor diversidad se localiza en los trópicos, donde la destrucción del hábitat y la extinción de las especies está ocurriendo a un ritmo alarmante. ¿Qué argumentos biológicos, económicos y éticos utilizarías para persuadir a los países y a los gobiernos de que preserven esta diversidad biológica?
2. Explica cuando menos tres formas en que la capacidad para volar ha contribuido al éxito y la diversidad de los insectos.
3. Discute y defiende los atributos que usarías para definir el éxito biológico entre los animales. ¿Los humanos son un éxito biológico según esos criterios? ¿Por qué?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Adis, J., Zompro, O., Moombolah-Goagoses, E. y Marais E. "Gladiators: A New Order of Insects". *Scientific American*, noviembre de 2002. Un insecto poco común, que se encontró fosilizado en ámbar, es miembro de un orden previamente desconocido. Después se descubrieron en África representantes vivientes del nuevo grupo.

Brusca, R. C. y Brusca, G. J. *Invertebrates*. Sunderland, MA: Sinauer, 1990. Una investigación a fondo de los animales invertebrados en formato de libro de texto, pero de fácil lectura y con infinidad de bellos dibujos informativos.

Chadwick, D. H. "Planet of the Beetles". *National Geographic*, marzo de 1998. La belleza y diversidad de los escarabajos, que abarcan una tercera parte de los insectos del mundo, descritos tanto en texto como en fotografías.

Conniff, R. "Stung". *Discover*, junio de 2003. La función, evolución y diversidad de las picaduras de hormigas, abejas y avispas.

Conover, A. "Foreign Worm Alert". *Smithsonian*, agosto de 2000. Insectos nocturnos en fuga y anélidos importados que se emplean como carnada de pesca amenazan los ecosistemas de Norteamérica.

Hamner, W. "A Killer Down Under". *National Geographic*, agosto de 1994. Entre los animales más ponzoñosos del mundo está la medusa que habita cerca de la costa del norte de Australia.

Kunzig, R. "At Home with the Jellies". *Discover*, septiembre de 1997. Un relato de los biólogos que estudian las medusas sobre algunos de sus descubrimientos. Incluye excelentes fotografías.

Morell, V. "Life on a Grain of Sand", *Discover*, abril de 1995. La arena que hay debajo de las aguas poco profundas es el hogar de una variedad increíble de criaturas microscópicas.

Scigliano, E. "Through the Eye of an Octopus". *Discover,* octubre de 2003. ¿Qué tan inteligentes son los cefalópodos? ¿Cómo intentan los científicos dar respuesta a esta pregunta?

Stix, G. "A Toxin Against Pain". *Scientific American*, abril de 2005. El veneno que mata a los peces producido por un caracol depredador contiene sustancias que podrían ser valiosas en medicina.

CAPÍTULO 24

Diversidad animal II: Vertebrados



¿Cómo te sentirías si supieras que los dinosaurios todavía viven en la Tierra? El descubrimiento de los modernos peces celacantos no fue menos sorprendente.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Historia de peces

24.1 ¿Cuáles son las características distintivas de los cordados?

Todos los cordados comparten cuatro estructuras distintivas
Los cordados invertebrados habitan en los mares
Los vertebrados tienen espina dorsal

24.2 ¿Cuáles son los principales grupos de vertebrados?

Algunos vertebrados carecen de mandíbulas
Los peces con mandíbulas dominan las aguas de la Tierra
Los anfibios tienen una doble vida

Guardián de la Tierra: Ranas en peligro

Los reptiles y las aves se han adaptado a la vida terrestre
Los mamíferos producen leche para sus crías

Conexiones evolutivas: ¿Los seres humanos son un éxito biológico?

Enlaces con la vida: ¿Los animales pertenecen a los laboratorios?

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Historia de peces



ESTUDIO DE CASO HISTORIA DE PECES

MARJORIE COURTNEY-LATIMER recibió una llamada telefónica el 22 de diciembre de 1938, la cual la llevaría a uno de los descubrimientos más espectaculares en la historia de la biología. La llamada era de un pescador de la localidad a quien Courtney-Latimer, la curadora de un pequeño museo en Sudáfrica, le había encargado que reuniera algunos especímenes de peces para el museo. Su bote acababa de regresar de un viaje y estaba esperando en el muelle de la población. Courtney-Latimer se dirigió al muelle donde estaba anclado el bote y empezó a buscar entre los pescados que estaban colocados sobre la cubierta. Más tarde, ella escribiría lo siguiente: "Observé una aleta azul que sobresalía del montón de pescados. Saqué el ejemplar y ¡qué sorpresa, era el pescado más hermoso que jamás haya visto!" Además de su belleza, el pescado presentaba características extrañas, incluidas las aletas gruesas y lobulares, a diferencia de las aletas de cualquier otra especie viva.

Marjorie no había reconocido a este extraño pescado, pero sabía que era inusual. Trató de encontrar un sitio para refrigerarlo, pero en esta población tan pequeña no pudo encontrar un comercio que tuviera un refrigerador grande y que quisiera guardarlo. Finalmente, logró salvar sólo la piel. Se dio a la tarea de hacer algunos dibujos del ejemplar y los utilizó para tratar de identificarlo. Para su sorpresa, la criatura no se parecía a ninguna otra especie conocida que habitara en aguas sudafricanas, pero se parecía a los miembros de una familia de peces conocidos como celacantos. El único problema con esta evaluación era que los celacantos eran reconocidos sólo como fósiles. Los fósiles más primitivos de celacantos se encontraron en rocas que tenían 400 millones de años de antigüedad y, como todos sabían, este grupo se había extinguido hacía unos ¡80 millones de años!

Courtney-Latimer, un tanto desconcertada, envió sus dibujos a J. L. B. Smith, un ictiólogo de la Universidad de Rhodes. Smith se asombró al ver los dibujos y más tarde escribió: "Parecía como si una bomba hubiera estallado en mi cerebro." Aunque amargamente desilusionado por el hecho de que no se hubieran conservado los huesos y los órganos internos del ejemplar, Smith solicitó ver la piel que se había conservado en refrigeración. Finalmente, pudo confirmar la asombrosa noticia de que los celacantos todavía nadan en las aguas de nuestro planeta.

24.1 ¿CUÁLES SON LAS CARACTERÍSTICAS DISTINTIVAS DE LOS CORDADOS?

Tanto por el número de especies como por el número de individuos, los animales que habitan la Tierra son abrumadoramente invertebrados, es decir, carecen de huesos. No obstante, cuando pensamos en los animales tendemos a suponer que son **vertebrados**, como peces, reptiles, anfibios, aves y mamíferos. Nuestra predilección por los vertebrados surge en parte porque, en comparación con los invertebrados, en general son más grandes y más notorios; una persona simplemente reconoce con mayor facilidad un cuervo o una ardilla que un gusano plano o una almeja. Pero nuestra afinidad por los vertebrados surge también de su parecido con nosotros, porque, después de todo, somos vertebrados.

Todos los cordados comparten cuatro estructuras distintivas

Los humanos somos miembros del filum Chordata (**FIGURA 24-1**), que compartimos no solamente con aves y monos, sino también con los tunicados (ascidias o jeringas de mar) y con pequeñas criaturas parecidas a peces llamados anfioxos. ¿Qué características compartimos con estas criaturas que son tan diferentes de nosotros? Todos los cordados presentan desarrollo de deuterostoma (que es también una característica de los equinodermos; véase el capítulo 23) y además están unidos por cuatro características que poseen en cierta etapa de su vida: un cordón nervioso dorsal hueco, un notocordio, unas hendiduras branquiales faríngeas y una cola post-anal.

Cordón nervioso dorsal hueco

El **cordón nervioso** de los cordados es hueco y está sobre el tracto digestivo, que se extiende a lo largo de la porción dorsal (superior) del cuerpo. En contraste, los cordones nerviosos de otros animales son sólidos y están en la posición ventral, debajo del tracto digestivo (véase las figuras 23-11 y 23-13). Durante el desarrollo embrionario de los cordados, el cordón nervioso desarrolla un engrosamiento en su extremo anterior que constituye el cerebro.

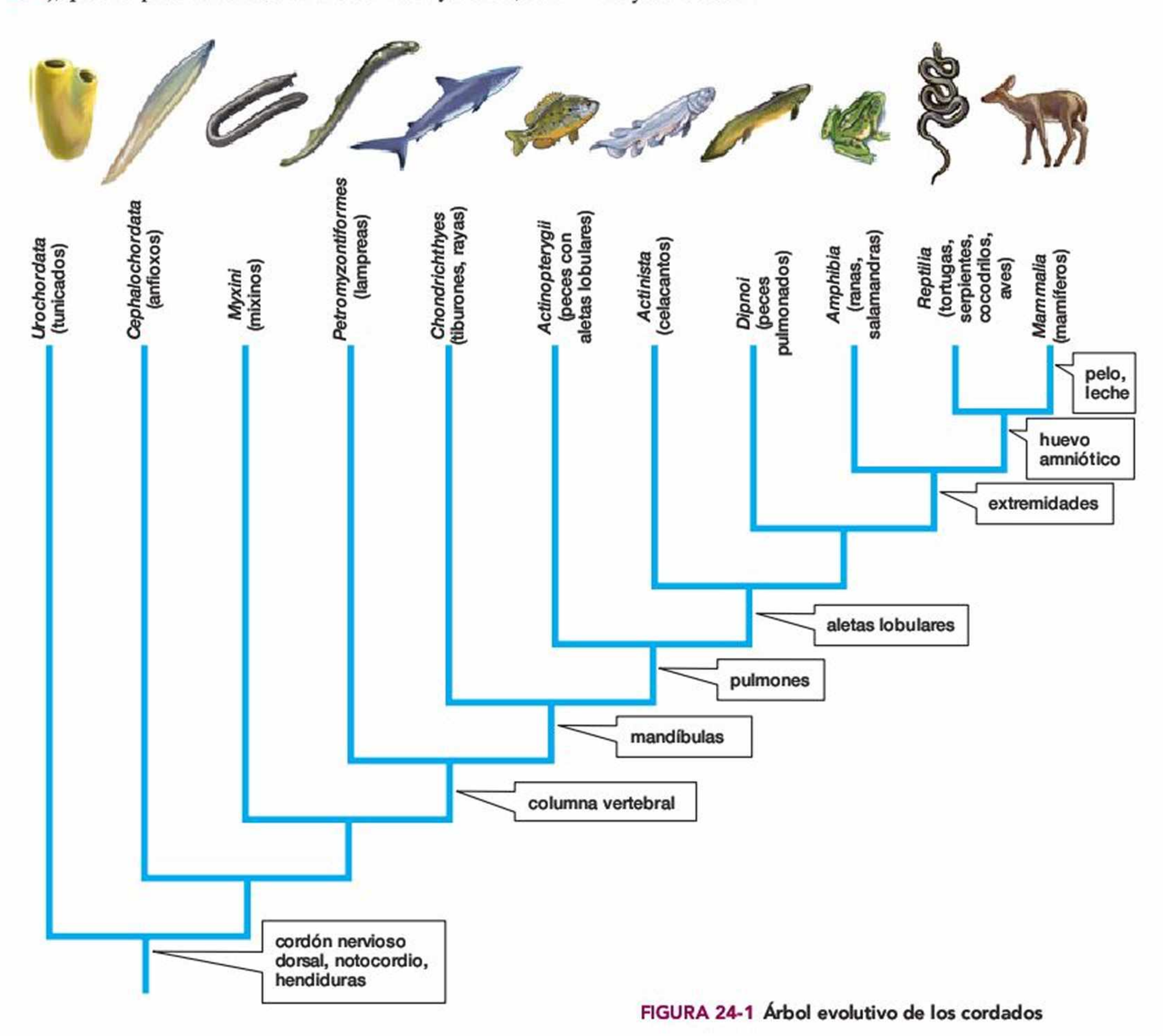


FIGURA 24-1 **Árbol evolutivo de los cordados**

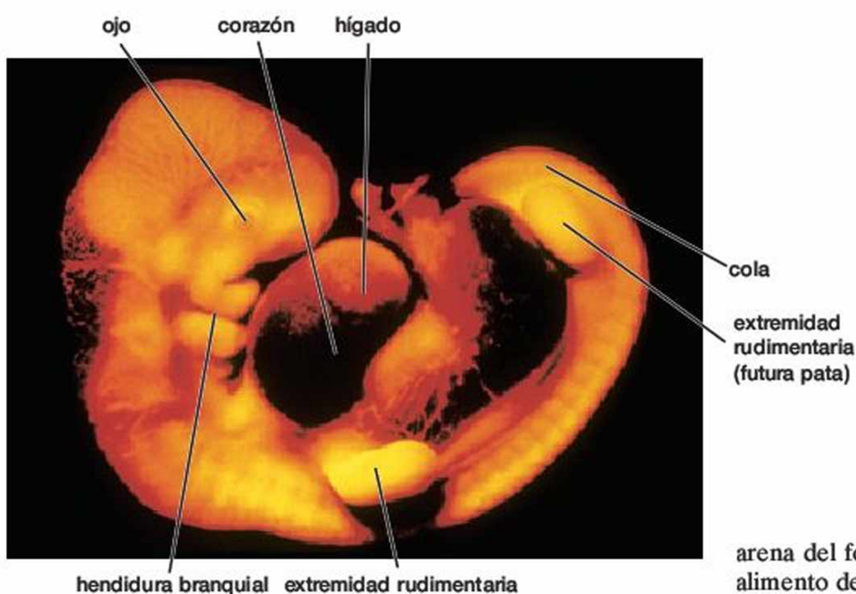


FIGURA 24-2 Características de los cordados en el embrión humano
El embrión humano de 5 semanas mide aproximadamente 1 centímetro de longitud y muestra claramente una cola y hendiduras branquiales externas (llamadas surcos con más propiedad, ya que no penetran la pared corporal). Aunque la cola desaparecerá completamente, los surcos branquiales contribuyen a la formación de la mandíbula inferior.

Notocordio

El **notocordio** es un cilindro rígido, pero flexible, situado entre el tracto digestivo y el cordón nervioso, que se extiende a lo largo del cuerpo. Brinda apoyo al cuerpo y un sitio de sujeción para los músculos. En muchos cordados, el notocordio está presente sólo durante las etapas tempranas del desarrollo y desaparece al formarse el esqueleto.

Hendiduras branquiales faríngeas

Las **hendiduras branquiales faríngeas** están situadas en la faringe (la cavidad que está detrás de la boca). Pueden formar aberturas branquiales (órganos para el intercambio de gases), o bien, aparecer sólo como surcos en una etapa temprana del desarrollo.

Cola post-anal

La parte posterior del cuerpo de un cordado se extiende más allá del ano para formar una **cola post-anal**. Otros animales carecen de este tipo de cola, porque su tracto digestivo se prolonga a todo lo largo del cuerpo.

Esta lista de las estructuras características de los cordados podría parecer extraña porque, aunque somos cordados, a primera vista parecería que nos faltan todas las características con excepción del cordón nervioso. Pero las relaciones evolutivas a veces parecen ser más claras durante las etapas tempranas del desarrollo, y es durante nuestra vida embrionaria que desarrollamos, y perdemos, el notocordio, las hendiduras branquiales y la cola (FIGURA 24-2). Los seres humanos compartimos estos elementos de los cordados con todos los demás vertebrados y con dos grupos de cordados invertebrados, los anfioxos y tunicados.

Los cordados invertebrados habitan en los mares

Los cordados invertebrados carecen de espina dorsal, que es la característica principal de los vertebrados. Estos cordados comprenden dos grupos, los anfioxos y los tunicados. Los pequeños anfioxos (de cerca de 5 cm de largo), parecidos a peces pasan la mayor parte del tiempo semienterrados en la arena del fondo marino, filtrando diminutas partículas de alimento del agua. Como se observa en la FIGURA 24-3A, las cuatro características de los cordados están presentes en el anfioxo adulto.

Los tunicados forman un grupo más grande de invertebrados cordados marinos que incluye las ascidias o jeringas de mar. Es difícil imaginar un pariente menos parecido a los seres humanos que la inmóvil ascidia, con forma de jarrón y que filtra su alimento (FIGURA 24-3b). Su capacidad para moverse se limita a contracciones de su cuerpo en forma de saco, el cual puede lanzar un chorro de agua de mar a quien trate de sacarlo de su hábitat submarino; de ahí su nombre de jeringa de mar. Aunque los ejemplares adultos son inmóviles, sus larvas nadan activamente y poseen las cuatro características de los cordados (véase la figura 24-3b).

Los vertebrados tienen espina dorsal

En los vertebrados, el notocordio embrionario es remplazado normalmente durante el desarrollo por una espina dorsal o columna vertebral. La **columna vertebral** está formada de huesos o **cartílagos**; estos últimos están constituidos por un tejido que se parece al hueso pero que es menos quebradizo y más flexible. La columna vertebral da apoyo al cuerpo, ofrece sitios de sujeción para los músculos, y protege al delicado cordón nervioso y al cerebro. También es parte del esqueleto interno vivo que puede crecer y repararse por sí solo. Puesto que el esqueleto interno brinda apoyo sin tener el peso de una armadura como el del exoesqueleto de los artrópodos, esto ha permitido a los vertebrados alcanzar un gran tamaño y tener movilidad.

Los vertebrados muestran otras adaptaciones que han contribuido a invadir con éxito la mayoría de los hábitat. Una de estas adaptaciones son los pares de apéndices, los cuales aparecieron primero como aletas en los peces y sirvieron como estabilizadores para nadar. Durante millones de años, algunas aletas se modificaron por medio de la selección natural hasta convertirse en patas, las cuales permitieron a los animales arrastrarse en tierra seca, y posteriormente en alas que les permitieron volar. Otra adaptación que ha contribuido al éxito de los vertebrados es el crecimiento y la complejidad del cerebro, así como de las estructuras sensoriales, lo que les ha permitido percibir detalladamente el ambiente y responder a éste en una gran variedad de formas.

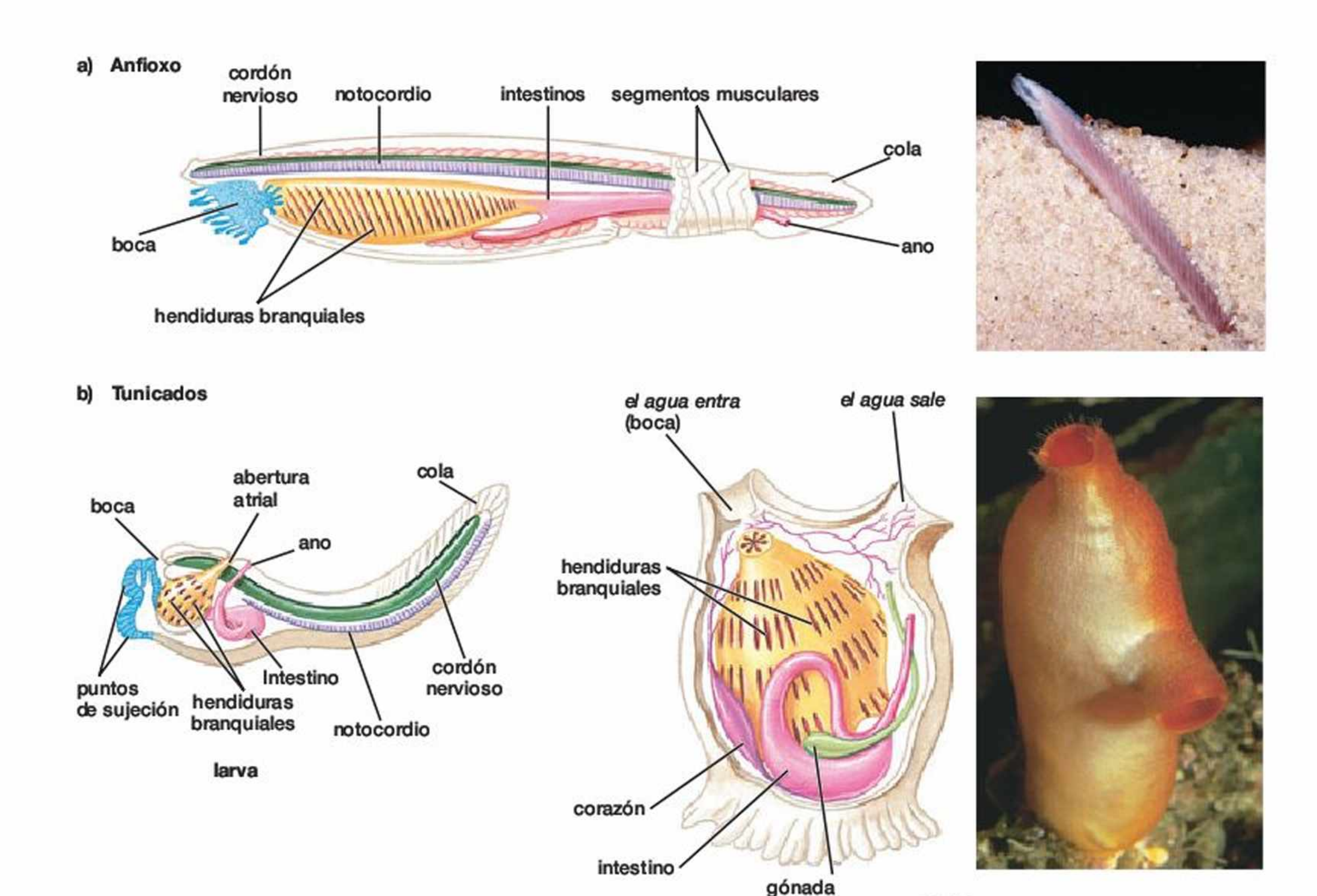


FIGURA 24-3 Cordados invertebrados
a) Esquema de un anfioxo, un cordado invertebrado con forma de pez. El organismo adulto presenta todas las características propias de los cordados. ***b)*** Esta larva de asicidia (izquierda) también presenta todas las características de los cordados. La ascidia adulta (un tipo de tunicado, centro) ha perdido su cola y el notocordio, y ha adoptado una vida sedentaria, como se muestra en la fotografía (derecha).

24.2 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE VERTEBRADOS?

El ancestro evolutivo de los vertebrados probablemente fue un organismo similar a los anfioxos actuales. Los vertebrados primitivos más conocidos, cuyos fósiles se encontraron en rocas de 530 millones de años de antigüedad, se parecían a los anfioxos, pero tenían cerebro, cráneo y ojos. En la actualidad, los vertebrados incluyen lampreas, peces cartilaginosos, peces óseos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

Algunos vertebrados carecen de mandíbulas

Las bocas de los vertebrados más primitivos no contaban con mandíbulas. La historia inicial de los vertebrados se caracterizó por un conjunto de extraños peces sin mandíbula, ahora ya extintos, muchos de los cuales estaban protegidos por una armadura de placas óseas. En la actualidad sobreviven dos grupos de peces sin mandíbulas: los mixinos (clase Myxini) y las lampreas (clase Petromyzontiformes). Aunque tanto los mixinos como las lampreas tienen cuerpo como de anguila y piel lisa y sin escamas, los dos grupos representan ramas primitivas distintas del árbol evolutivo de los cordados. La rama que dio origen a los mixinos actuales es la más antigua de las dos.

Los mixinos son residentes de piel resbaladiza del lecho marino

El cuerpo de los mixinos es rígido debido al notocordio, pero su "esqueleto" se limita a unos cuantos elementos cartilaginosos, uno de los cuales forma una caja encefálica rudimentaria. Puesto que los mixinos carecen de elementos esqueléticos que rodean y dan protección al cordón nervioso, la mayoría de los sistemáticos no los consideran como vertebrados, sino como representantes del grupo de cordados más estrechamente emparentado con los vertebrados.

Los mixinos son exclusivamente marinos (FIGURA 24-4a). Viven cerca del lecho marino, donde suelen excavar para enterrarse y se alimentan principalmente de gusanos. Sin embargo, también atacan con avidez a los peces muertos o moribundos con sus dientes que parecen tenazas y con los cuales horadan el cuerpo de su presa y consumen los órganos internos blandos. Los pescadores miran a los mixinos con mucho desagrado porque secretan grandes cantidades de una sustancia mucilaginosa como defensa contra los depredadores. Pese a su bien ganada reputación de "bolas de moco del mar", los mixinos son buscados ávidamente por muchos pescadores comerciales porque la industria peletera de ciertas partes el mundo constituye un mercado para la piel de mixino. La mayoría de los objetos de piel que se venden como si fueran de "piel de anguila" en realidad se elaboran con piel de mixino curtida.



a)



b)

FIGURA 24-4 Peces sin mandíbulas
a) Los mixinos habitan en madrigueras compartidas en el lodo y se alimentan de gusanos poliquetos. *b)* Algunas lampreas son parásitas, se adhieren a los peces (como esta carpa) con su boca parecida a una ventosa y recubierta de dientes raspadores (imagen en recuadro).



a)



b)

FIGURA 24-5 Peces cartilaginosos
a) Un tiburón tigre muestra varias hileras de dientes. Conforme los dientes más externos se van perdiendo, son sustituidos por los nuevos que se forman detrás. Tanto los tiburones como las rayas carecen de vejiga natatoria y tienden a hundirse hacia el fondo cuando dejan de nadar. *b)* La mantarraya tropical de manchas azules nada mediante gráciles ondulaciones de las extensiones laterales de su cuerpo.

Algunas lampreas son parásitos de los peces

Se reconoce a una lamprea por la ventosa larga y redonda que rodea su boca y por la única ventana nasal en la parte superior de la cabeza. El cordón nervioso de una lamprea está protegido por segmentos de cartílago, por lo que la lamprea se considera como un verdadero vertebrado. Vive tanto en agua dulce como salada, pero las formas marinas deben regresar al agua dulce para depositar sus huevos.

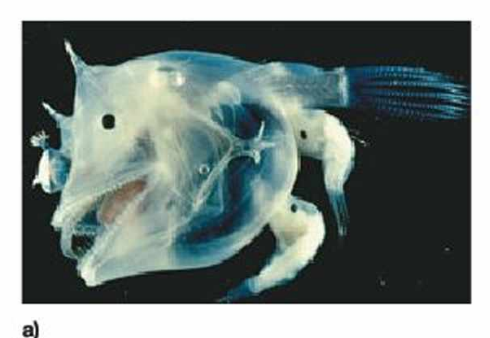
Algunas especies de lampreas son parásitas. La lamprea parásita tiene una boca recubierta de dientes con los cuales se adhiere a los peces grandes (FIGURA 24-4b). Por medio de los dientes raspadores de su lengua, la lamprea hace un orificio en la pared corporal de su huésped, a través del cual succiona la sangre y los líquidos corporales. A partir de la década de 1920, las lampreas se dispersaron por los Grandes Lagos de Estados Unidos, donde, en ausencia de depredadores eficientes, se han multiplicado considerablemente y han reducido en gran medida las poblaciones de peces comerciales, incluida la trucha lacustre. Se han puesto en marcha fuertes medidas correctivas para controlar la población de lampreas, con lo cual se ha logrado cierta recuperación de otras poblaciones de peces que habitan en los Grandes Lagos.

Los peces con mandíbulas dominan las aguas de la Tierra

Hace aproximadamente 425 millones de años, los peces sin mandíbulas, los ancestros de las lampreas y mixinos, dieron origen a un grupo de peces que presentaban una nueva e importante estructura: las mandíbulas. Éstas permitieron a los peces sujetar, rasgar y triturar a sus presas, lo que les permitió explotar una amplia variedad de fuentes de alimento, que los peces sin mandíbulas no podían aprovechar. Aunque las formas primitivas de los peces con mandíbulas se extinguieron hace 230 millones de años, dieron origen a los grupos de peces con mandíbulas de la actualidad: los peces cartilaginosos, los peces óseos y los peces lobulados.

Los peces cartilaginosos son depredadores marinos

La clase Chondrichthyes, cuyo nombre significa "peces de cartílago" en griego, incluye 625 especies marinas, entre ellas los tiburones, las rayas y las mantarrayas (FIGURA 24-5). Estos peces cartilaginosos son elegantes depredadores que carecen de huesos y cuyo esqueleto es de cartílago en su totalidad.



a)



b)



c)

FIGURA 24-6 Diversidad de los peces óseos
Los peces óseos han colonizado casi todos los hábitat acuáticos. ***a)*** Este pejesapo hembra de aguas profundas atrae a sus presas con un señuelo vivo que se extiende inmediatamente arriba de su boca. El pez es de un blanco fantasmal porque a los 2000 metros de profundidad donde habitan los pejesapos, la luz no penetra y, por consiguiente, los colores son innecesarios. Los pejesapos machos son muy pequeños y se adhieren a la hembra como parásitos permanentes, siempre a su disposición para fecundar los huevecillos. Se observan dos machos parásitos adheridos a esta hembra. ***b)*** Esta morena verde tropical vive en las grietas de las rocas. Un pequeño pez (un gobi rayado limpiador) que está sobre su mandíbula inferior devora a los parásitos que se aferran a la piel de la morena. ***c)*** El caballito de mar tropical se ancla con su cola prensil (adaptada para sujetarse firmemente) mientras se alimenta de pequeños crustáceos. **PREGUNTA: En relación con la regulación del agua (es decir, la conservación de la cantidad adecuada de agua en el cuerpo), ¿cómo difiere el desafío que enfrenta un pez de agua dulce del que debe enfrentar un pez de agua salada?**

El cuerpo está protegido por una piel correosa a la que unas diminutas escamas le imparten aspereza. Los miembros de este grupo respiran por medio de branquias. Aunque algunos necesitan nadar para que el agua circule por las branquias, la mayoría de ellos bombean agua a través de los órganos respiratorios. Al igual que todos los peces, los cartilaginosos tienen un corazón de dos cámaras. Algunos peces cartilaginosos son muy grandes. Un tiburón ballena, por ejemplo, puede crecer hasta alcanzar más de 15 metros de longitud, y una mantarraya puede llegar a medir más de 7 metros de ancho y registrar un peso de 1300 kilogramos.

Aunque algunos tiburones se alimentan filtrando el plancton (formado por animales y algas diminutos) del agua, la mayoría de ellos son depredadores temibles que buscan presas mayores como otros peces, mamíferos marinos, tortugas de mar, cangrejos y calamares. Muchos tiburones atacan a su presa con sus poderosas mandíbulas que contienen varias hileras de dientes tan filosos como una navaja; la hilera posterior se mueve hacia delante conforme pierden los dientes frontales al ir envejeciendo y por el uso (véase la figura 24-5a).

La mayoría de los tiburones evitan al hombre, pero los grandes ejemplares de algunas especies resultan peligrosos para los nadadores y buzos. Sin embargo, los ataques de tiburón a los seres humanos son escasos. Es 30 veces más probable que un residente de Estados Unidos muera por la acción de un relámpago que por el ataque de un tiburón, y una persona en la playa tiene mucha mayor probabilidad de morir ahogada que por el ataque de un tiburón. No obstante, los ataques de tiburones sí ocurren. En Estados Unidos, durante el año 2004, por ejemplo, se documentaron 30 casos de ataques, dos de ellos fatales.

Las mantas y las mantarrayas habitan principalmente en el lecho marino, tienen el cuerpo plano, aletas en forma de alas y una cola delgada (véase la figura 24-5b). La mayoría de las mantas y mantarrayas se alimentan de invertebrados. Algunas especies se defienden por medio de una espina situada cerca de la cola, con la cual pueden provocar heridas graves, mientras que otras generan una potente descarga eléctrica, capaz de paralizar a la presa.

Los peces óseos son los vertebrados más variados

Del mismo modo en que el sesgo de observación con base en el tamaño nos induce a pasar por alto los grupos de invertebrados más variados, nuestro sesgo con base en el hábitat no nos permite advertir la gran diversidad de vertebrados. Los vertebrados más variados y abundantes no son las aves ni los mamíferos, predominantemente terrestres. Los vertebrados que ocupan el primer lugar en diversidad pertenecen a los océanos y lagos, los peces óseos (clase Actinopterygii). Se han identificado aproximadamente 24,000 especies y los científicos estiman que quizá exista el doble de esa cantidad, incluidas las especies que habitan en aguas profundas y en lugares remotos. Estos peces óseos se encuentran en casi todo hábitat acuático, tanto de agua dulce como de agua salada.

Los peces óseos se distinguen por la estructura de sus aletas, la cuales están formadas por tejido de piel sostenido por espinas óseas. Además, los peces óseos tienen un esqueleto formado por huesos, una característica que comparten con los peces de aletas lobulares y los vertebrados con extremidades que se explicarán más adelante en este capítulo. La piel de los peces óseos está recubierta de escamas entretejidas que les brindan protección y flexibilidad al mismo tiempo. La mayoría de las mantarrayas tienen una vejiga natatoria, una especie de globo interno que les permite flotar sin ningún esfuerzo a cualquier nivel. La vejiga evolucionó a partir de los pulmones, que estaban presentes (junto con las branquias) en los antepasados de los actuales peces óseos.

Los peces óseos incluyen no sólo un gran número de especies, sino también a una amplia variedad de formas y modos de vida (**FIGURA 24-6**). Esta gama comprende formas que van desde las anguilas hasta los lenguados planos; desde los ejemplares lentos que se alimentan en el fondo del mar hasta los veloces depredadores de forma aerodinámica que habitan en mar abierto; desde los peces de colores brillantes que habitan en los arrecifes hasta los transparentes y luminiscentes que habitan en los mares profundos; desde los animales que pesan casi 1500 kilogramos hasta los peces diminutos que pesan cerca de 1 miligramo.



a)



b)

FIGURA 24-7 Los peces pulmonados tienen aletas lobulares
Entre los peces, ***a)*** los peces pulmonados constituyen el grupo que está más estrechamente emparentado con los vertebrados terrestres. ***b)*** El pez pulmonado puede esperar durante largos periodos secos enterrado en su madriguera de lodo.

Los peces óseos son una fuente de alimento extremadamente importante en términos de cantidad para los seres humanos. Por desgracia, nuestro apetito por estos peces, aunado a los modernos y eficientes métodos para localizarlos y pescarlos, ha generado un efecto devastador en sus poblaciones. Los biólogos han informado que las poblaciones de casi todos las especies de peces óseos económicamente importantes han disminuido de manera drástica. Los peces depredadores grandes como el atún y el bacalao se ven severamente afectados; las poblaciones actuales de estas especies contienen ahora menos del 10 por ciento de los números que se registraban antes de que la pesca comercial. Si continúa la pesca excesiva, las existencias de peces con toda seguridad sufrirán un colapso. La solución a este problema, pescar menos peces, es sencilla en teoría pero muy difícil en la práctica, por factores tanto económicos como políticos.

Los peces de aletas lobulares incluyen a los parientes vivos más cercanos de tetrápodos

Aunque casi todos los peces con esqueleto pertenecen al grupo de peces óseos, algunos de éstos son miembros de un grupo diferente, los peces con aletas lobulares. Estos últimos tienen aletas carnosas que contienen huesos en forma de espina rodeados de una capa gruesa de músculo. Los peces vivos con esta característica constituyen en realidad dos linajes distintos que han evolucionado por separado durante cientos de millones de años. Un linaje incluye a los celacantos (Actinista), de los que se habla con más detalle en el estudio de caso de este capítulo (véase la fotografía en la página que abre el capítulo). El otro linaje incluye los peces pulmonados (Dipnoi), de los cuales sólo han sobrevivido seis especies hasta estos tiempos modernos (FIGURA 24-7a). Estos supervivientes son los parientes vivos más cercanos de los tetrápodos, los cuales, en lugar de aletas, tienen extremidades que pueden sostener su peso en tierra firme; también poseen dedos al final de esas extremidades.

Los peces pulmonados, que se encuentran en ambientes de agua dulce en África, Sudamérica y Australia, poseen branquias y pulmones. Tienden a vivir en aguas estancadas con escasa cantidad de oxígeno, y sus pulmones les permiten abastecerse de este gas extrayéndolo directamente del aire. Las diversas especies de peces pulmonados pueden sobrevivir aun si el estanque donde habitan se seca por completo. Se entierran en el lodo y forman un aislamiento en una cámara con un revestimiento mucoso (FIGURA 24-7b). Ahí, respiran por medio de sus pulmones y su tasa metabólica declina drásticamente. Cuando regresan las lluvias y el estanque se reabastece de agua, los peces pulmonados salen de su escondite y reanudan su modo de vida subacuática.

Además de los celacantos y los peces pulmonados, en la historia evolutiva de los peces con mandíbulas surgieron en forma temprana otros linajes de peces con aletas lobulares. Algunos grupos primitivos de peces con aletas lobulares desarrollaron aletas carnosas modificadas, las cuales, en una emergencia, podían servir como pies para que el pez pudiera arrastrase de un estanque casi seco a otro que tuviera más agua. Por el estudio de los fósiles sabemos que al menos una especie desarrolló extremidades reales, aunque la función de éstas en los organismos acuáticos aún no se comprende del todo. Un grupo de tales ancestros finalmente dio origen a los vertebrados que hicieron el primer intento de invadir la tierra firme: los anfibios.

Los anfibios tienen una doble vida

Las 4800 especies de anfibios (clase Amphibia) constituyen un puente entre la existencia acuática y la terrestre (FIGURA 24-8). Las extremidades de los anfibios muestran diversos grados de adaptación al movimiento sobre la tierra, desde las salamandras que se arrastran con el vientre pegado al suelo hasta las ranas y sapos que se desplazan dando largos saltos. Un corazón de tres cámaras (en contraste con el corazón de dos cámaras de los peces) hace circular la sangre con más eficiencia, y la mayoría de los adultos tienen pulmones en vez de branquias. Sin embargo, los pulmones de los anfibios están poco desarrollados y necesitan el complemento aportado por la piel, la cual sirve como órgano respiratorio adicional. Esta función respiratoria exige que la piel se conserve húmeda, una limitante que restringe considerablemente la variedad de hábitat terrestres para los anfibios.

Los anfibios también están atados a los hábitat húmedos por su comportamiento de apareamiento, que necesita del agua. Normalmente la fecundación es externa y, por lo tanto, debe tener lugar en el agua para que los espermatozoides naden hacia los óvulos. Éstos deben conservarse húmedos, pues su única protección es un recubrimiento gelatinoso que los deja inermes ante la pérdida de agua por evaporación. Los medios para conservar la humedad de los óvulos varían considerablemente entre las diferentes especies de anfibios, pero muchas de ellas simplemente depositan los óvulos en agua. En

Las ranas y los sapos han habitado los estanques y pantanos de la Tierra durante cerca de 150 millones de años y, de algún modo, sobrevivieron a la catástrofe del cretácico que provocó la extinción de los dinosaurios y de tantas otras especies hace alrededor de 65 millones de años. Sin embargo, su longevidad evolutiva no parece ofrecer una defensa adecuada contra los cambios ambientales generados por las actividades humanas. A lo largo de la última década, los herpetólogos (los biólogos que estudian los reptiles y anfibios) de todo el mundo documentaron una alarmante reducción de las poblaciones de anfibios. Miles de especies de ranas, sapos y salamandras están experimentando una impresionante disminución y, al parecer, muchas se han extinguido.

Este fenómeno no es de carácter local; se ha informado de fuertes descensos en las poblaciones de todas partes del mundo. Los sapos de Yosemite y las ranas de patas amarillas están desapareciendo de las montañas de California; las salamandras tigre prácticamente se han exterminado en las Montañas Rocallosas de Colorado; las ranas leopardo, perseguidas con entusiasmo por los niños, se están convirtiendo en una rareza en Estados Unidos. La tala de árboles destruye los hábitat de los anfibios desde el noroeste del Pacífico hasta el trópico (**FIGURA E24-1**), pero incluso los anfibios de las zonas protegidas están muriendo. En la Reserva del Bosque Nuboso de Monteverde, en Costa Rica, el sapo dorado era común a principios de la década de 1980, pero no se le ha vuelto a ver desde 1989. La rana de incubación gástrica de Australia fascinaba a los biólogos porque se tragaba sus huevos, los incubaba en el estómago y más tarde regurgitaba las crías totalmente formadas. Esta especie era abundante y parecía estar a salvo en un parque nacional. De improviso, en 1980, la rana de incubación gástrica desapareció y no se le ha visto desde entonces.

Las causas de la disminución mundial de la diversidad de los anfibios no se conocen con certeza, pero los investigadores han descubierto recientemente que las ranas y los sapos de muchos lugares están sucumbiendo ante una infección por un hongo patógeno. Se ha encontrado el hongo en la piel de ranas muertas y moribundas en localidades muy distantes unas de otras, como Australia, América Central y el oeste de Estados Unidos. En esos lugares el descubrimiento del hongo ha coincidido con la mortandad masiva de ranas y sapos, y casi todos los herpetólogos están de acuerdo en que el hongo está provocando las muertes.

Sin embargo, parece poco probable que el hongo por sí solo sea la causa de la disminución mundial de los anfibios. Para empezar, se ha registrado mortandad en lugares en donde no se ha encontrado el hongo. Además, muchos herpetólogos piensan que la epidemia micótica no habría surgido si las ranas y sapos no hubieran estado debilitados previamente por otras causas. Así que, si no es el hongo por sí solo la causa de todo el daño, ¿cuáles son las otras causas posibles de la disminución de los anfibios? Todas las causas más probables tienen que ver con la modificación de la biosfera —la parte de la Tierra en la que hay vida— provocada por los seres humanos.

La destrucción de los hábitat, en especial el drenado de los pantanos, que son idóneos para la vida de los anfibios, es una de las causas principales de la disminución. Los anfibios también son muy vulnerables a las sustancias tóxicas del ambiente. Por ejemplo, los investigadores encontraron que las ranas expuestas a cantidades traza de atrazine (un herbicida que se utiliza comúnmente y que se encuentra en casi todos los cuerpos de agua dulce de Estados Unidos) sufrieron severos daños en sus tejidos reproductores. La biología singular de los anfibios los hace especialmente vulnerables a los tóxicos en el ambiente. El cuerpo de los anfibios en todas sus etapas vitales está protegido sólo por una capa delgada y permeable de piel que los contaminantes pueden penetrar con facilidad. Para empeorar las cosas, la doble vida de muchos anfibios expone su piel permeable a una amplia gama de hábitat acuáticos y terrestres y, por consiguiente, a una gran diversidad de toxinas ambientales.

Los huevos de los anfibios también pueden resultar dañados por la luz ultravioleta (UV), de acuerdo con las investigaciones realizadas por Andrew Blaustein, un ecólogo de la Universidad Esta-



a)



b)



c)

FIGURA 24-8 "Anfibio" significa "doble vida"
Una ilustración de la doble vida de los anfibios es la transición ***a)*** del renacuajo larvario totalmente acuático a ***b)*** la rana adulta que lleva una vida semiterrestre. ***c)*** La salamandra roja vive exclusivamente en hábitat húmedos de la parte oriental de Estados Unidos. Al nacer, las salamandras tienen una forma que se asemeja mucho a la de los individuos adultos. **PREGUNTA: ¿Qué ventajas obtienen los anfibios a partir de su "doble vida"?**

tal de Oregon. Blaustein demostró que los huevos de algunas especies de ranas del noroeste del Pacífico son sensibles a la luz ultravioleta y que las especies más sensibles son las que están disminuyendo de manera más drástica. Por desgracia, muchas regiones de la Tierra están sujetas a niveles cada vez más intensos de radiación UV, porque los contaminantes atmosféricos han provocado el adelgazamiento de la capa protectora de ozono.

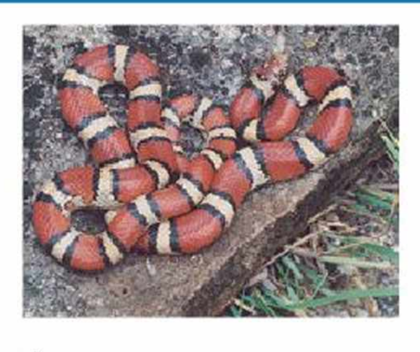
Otra tendencia inquietante que se observa entre las ranas y los sapos es el aumento de la incidencia de individuos con deformaciones grotescas. Los investigadores de la Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos (Environmental Protection Agency, EPA) demostraron recientemente que las ranas en desarrollo expuestas a niveles naturales de luz UV crecían con las extremidades deformadas con más frecuencia que las que estaban protegidas contra los rayos UV. Otros investigadores han demostrado que las deformidades son más frecuentes en las ranas expuestas a bajas concentraciones de los pesticidas de uso común. Además, hay creciente evidencia que sugiere que algunas deformidades, especialmente la más común, la aparición de una extremidad adicional, son causadas por infecciones parasitarias durante el desarrollo embrionario. Muchas ranas con una extremidad extra están infestadas por un gusano plano parásito, y los investigadores han demostrado que los renacuajos infectados con gusanos planos de manera experimental en el laboratorio desarrollaron deformidades en la adultez. ¿Por qué estos parásitos, que han coexistido tanto tiempo con las ranas, de repente empiezan a causarles tantas deformaciones? Una explicación probable es que la exposición a los rayos UV, pesticidas y herbicidas ha debilitado el sistema inmunitario de las ranas, lo cual hace que los renacuajos en desarrollo sean más vulnerables al ataque de las infecciones parasitarias.

Muchos científicos piensan que las dificultades por las que atraviesan los anfibios son indicio de un deterioro general de la capacidad de nuestro planeta para sustentar la vida. Según este razonamiento, los muy sensibles anfibios están advirtiendo de forma temprana sobre la degradación ambiental que terminará por afectar también a los organismos más resistentes. Igualmente preocupante es la observación de que los anfibios no sólo son indicadores sensibles de la salud de la biosfera, sino también son componentes importantísimos de muchos ecosistemas, ya que mantienen las poblaciones de insectos bajo control y, a la vez, sirven de alimento a carnívoros más grandes. Su disminución trastornará aún más el equilibrio de estas delicadas comunidades.

La ecóloga Margaret Stewart, de la Universidad Estatal de Nueva York, en Albany, resume acertadamente el problema: Hay un dicho famoso entre los ecólogos y ambientalistas: "Todo está relacionado con todo lo demás... No se puede exterminar un componente del sistema sin observar cambios impresionantes en otras partes del sistema".



FIGURA E24-1 Anfibios en peligro
El sapo corroborí, que aquí aparece en medio de sus huevos, está desapareciendo rápidamente de su nativa Australia. Los renacuajos se desarrollan dentro de los huevos. La delgada piel del adulto y el recubrimiento gelatinoso que envuelve los huevos, ambos permeables al agua y a los gases, hacen vulnerables tanto al adulto como a los huevos a los contaminantes del aire y del agua.



a)



b)



c)

FIGURA 24-9 Diversidad de los reptiles
a) La víbora real de montaña tiene un diseño coloreado muy semejante al de la venenosa serpiente coralillo, de manera que sus posibles depredadores la evitan. Así, la inofensiva víbora real logra eludir a los depredadores. ***b)*** La apariencia externa del caimán americano, que habita en las zonas pantanosas del sur de Estados Unidos, es casi idéntica a la de los caimanes fósiles de 150 millones de años de antigüedad. ***c)*** Las tortugas de las islas Galápagos, en Ecuador, llegan a vivir más de 100 años.

algunas especies de anfibios, los óvulos fecundados se transforman en larvas acuáticas, como los renacuajos de ciertas ranas y sapos. Estas larvas acuáticas experimentan una drástica transformación para convertirse en adultos semiterrestres, una metamorfosis que explica el nombre de anfibios, término que significa "doble vida". Su doble vida y su delgada piel permeable hacen a los anfibios particularmente vulnerables a los contaminantes y a la degradación ambiental, como se describe en la sección "Guardianes de la Tierra: Ranas en peligro."

Los reptiles y las aves se han adaptado a la vida terrestre

Los reptiles incluyen a los lagartos, las serpientes, los caimanes, los cocodrilos, las tortugas (FIGURA 24-9) y las aves. Los

reptiles evolucionaron a partir de un antepasado anfibio hace alrededor de 250 millones de años. Los reptiles primitivos, los dinosaurios, dominaron la Tierra durante cerca de 150 millones de años.

Los reptiles tienen escamas y huevos con cascarón

Algunos reptiles, particularmente los que habitan en los desiertos, como las tortugas y los lagartos, son completamente independientes de sus orígenes acuáticos. Esta independencia se consiguió mediante una serie de adaptaciones, de las cuales sobresalen tres: **1.** una piel dura y escamosa que impide la pérdida de agua y protege el cuerpo; **2.** la fecundación interna, en la cual el macho deposita espermatozoides dentro del cuerpo de la hembra; y **3.** un **huevo amniótico** con cascarón que puede enterrarse en la arena o tierra, lejos del agua y los hambrientos depredadores. El cascarón impide la desecación del huevo en la tierra. Una membrana interna, el **amnios**, encierra al embrión en el medio acuoso que necesita todo animal en desarrollo (**FIGURA 24-10**).

Además de estos elementos, los pulmones de los reptiles son más eficientes que los de los vertebrados más primitivos, por lo que ya no es necesaria la piel como órgano respiratorio. El corazón de tres cámaras se modificó para permitir una mejor separación de la sangre oxigenada de la desoxigenada, y las extremidades y el esqueleto adquirieron características que brindan un mejor sostén y aumentan la eficiencia de los movimientos en tierra.

Los lagartos y las serpientes comparten una herencia evolutiva

Los lagartos y las serpientes, en conjunto, forman un linaje distinto que incluye cerca de 6800 especies. El ancestro común de las serpientes y los lagartos tenía extremidades, las cuales subsisten en la mayoría de los lagartos, pero que se perdieron en las serpientes. El ancestro con extremidades de las serpientes se conoce por los remanentes de huesos de las extremidades traseras que están presentes en algunas especies.

La mayoría de los lagartos son depredadores pequeños que comen insectos u otros invertebrados pequeños, pero algunas especies son bastante grandes. El dragón de Komodo, por ejemplo, puede llegar a medir 3 metros de longitud y pesar casi 100 kilogramos. Este saurio gigante habita en Indonesia y cuenta con poderosas mandíbulas y dientes de 2.5 centímetros de largo con los que ataca a sus presas, como ciervos, cabras y cerdos.



FIGURA 24-10 El huevo amniótico
Una lagartija anole lucha para salir de su huevo. El huevo amniótico encapsula al embrión en desarrollo en una membrana llena de líquido (el amnios) para garantizar que se desarrolle en un medio acuoso, incluso cuando el huevo está lejos del agua.

Sin embargo, el dragón de Komodo no depende sólo de sus dientes para matar a su presa. Su boca alberga más de 50 especies diferentes de bacterias, muchas de las cuales son dañinas para los animales. Cuando un animal es mordido por un dragón de Komodo, no se muere de inmediato, sino que es probable que adquiera una infección la cual terminará por matarlo en unos cuantos días. El dragón simplemente espera con paciencia a que muera la presa herida. ¿Por qué el dragón de Komodo no resulta dañado por las bacterias mortíferas que habitan en su boca? La sangre de este animal contiene compuestos antimicrobianos que aparentemente lo protegen contra las infecciones.

La mayoría de las serpientes son activos depredadores carnívoros y tienen una variedad de adaptaciones que les ayudan a conseguir el alimento. Por ejemplo, muchas serpientes tienen órganos sensoriales especiales que les ayudan a seguir la huella de las víctimas al detectar las pequeñas diferencias de temperatura entre el cuerpo de la presa y el entorno. Algunas especies de serpientes inmovilizan a la presa al inyectarle veneno que pasa a través de sus colmillos huecos. Las serpientes también cuentan con articulaciones en las mandíbulas que les permiten abrir éstas lo suficiente para engullir presas incluso más grandes que su cabeza.

Los caimanes y cocodrilos se han adaptado a la vida terrestre

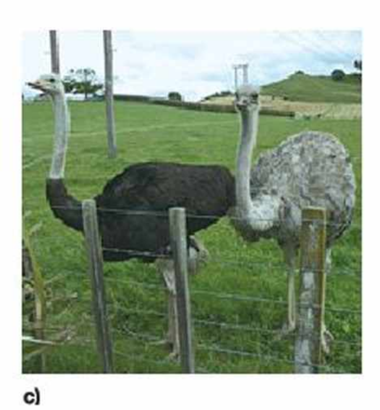
Los crocodrílidos, como se conocen en conjunto las 21 especies de caimanes y cocodrilos, se encuentran en aguas costeras y de tierra adentro de las regiones más calientes de la Tierra. Están bien adaptados al modo de vida acuático, sus ojos y fosas nasales están situados sobre la cabeza de forma que pueden permanecer sumergidos durante mucho tiempo mientras la porción más alta de la cabeza sobresale de la superficie del agua. Los crocodrílidos cuentan con fuertes mandíbulas y dientes de forma cónica que utilizan para triturar y matar peces, aves, mamíferos, tortugas y anfibios para alimentarse.

El cuidado paternal está muy arraigado en los crocodrílidos, ya que la hembra entierra los huevos en nidos de lodo. Los padres vigilan el nido hasta que las crías rompen el cascarón, y la madre las coloca en su boca hasta dejarlas en un lugar seguro dentro del agua. Las crías permanecen con la madre durante varios años.

Las tortugas cuentan con un caparazón protector

Las 240 especies de tortugas ocupan una diversidad de entornos, incluidos desiertos, arroyos, estanques y océanos. Esta variedad de hábitat ha impulsado una diversidad de adaptaciones; pero todas las tortugas están protegidas por medio de un caparazón duro que está fusionado con las vértebras, costillas y clavículas. Las tortugas carecen de dientes, pero en su lugar han desarrollado un pico córneo. Este pico lo utilizan para comer una variedad de alimentos; algunas tortugas son carnívoras, otras son herbívoras y otras más son carroñeras. La tortuga más grande, la tortuga gigante, habita en los océanos y puede crecer hasta alcanzar 2 metros o más de longitud; se alimenta principalmente de medusas. Las tortugas gigantes y otras tortugas marinas regresan a tierra firme para desovar y a menudo recorren distancias extraordinariamente largas para llegar a las playas donde entierran los huevos en la arena.





a) b) c)

FIGURA 24-11 Diversidad de las aves
a) El delicado colibrí bate sus alas aproximadamente 60 veces por segundo y pesa alrededor de 4 gramos. *b)* Este joven pájaro fragata, que se alimenta de peces y habita en las islas Galápagos, ya casi no cabe en su nido. *c)* El avestruz es el ave más grande de todas y pesa más de 136 kilogramos; sus huevos pesan más de 1.5 kilogramos. **PREGUNTA: Aunque el ancestro de todas las aves podía volar, muchas especies de aves, como el avestruz, no pueden. ¿Por qué supones que la incapacidad de volar ha evolucionado de forma repetida entre las aves?**

Las aves son reptiles con plumaje

Un grupo muy característico de reptiles es el de las aves (FIGURA 24-11). Aunque las 9600 especies de aves tradicionalmente se han clasificado como un grupo aparte de los reptiles, los biólogos han demostrado que las aves son en realidad un subconjunto de un grupo evolutivo que incluye tanto a las aves como los grupos que comúnmente se han designado como reptiles (véase la página 373 del capítulo 18 para una información más completa). Las primeras aves aparecieron en el registro fósil hace cerca de 150 millones de años (FIGURA 24-12) y se diferencian de otros reptiles por el plumaje, el cual es en esencia una versión altamente especializada de las escamas corporales de los reptiles. Las aves actuales conservan las escamas en las patas, un testimonio de la ascendencia que comparten con el resto de los reptiles.

En la anatomía y fisiología de las aves predominan las adaptaciones que les permiten volar. En particular, las aves son excepcionalmente ligeras en relación con su tamaño. Sus huesos huecos reducen el peso del esqueleto a una fracción de lo que pesa el de otros vertebrados, y muchos huesos que están presentes en los demás reptiles, en las aves se han perdido o fusionado con otros huesos. Los órganos reproductores se reducen de tamaño, de manera considerable, durante los periodos en que no hay apareamiento, y las aves hembras tienen un solo ovario, con lo cual su peso es aún menor. El huevo con cascarón, que contribuyó al éxito de los reptiles en tierra, libera al ave madre de la necesidad de transportar en su interior a sus crías en desarrollo. Las plumas constituyen extensiones ligeras de las alas y de la cola que brindan la sustentación y el control necesarios para el vuelo, además de brindar al cuerpo una protección ligera y aislamiento térmico. El sistema nervioso de las aves satisface las exigencias especiales del vuelo con una extraordinaria coordinación y equilibrio, que se combina con la agudeza visual.

Las aves también consiguen mantener su temperatura corporal a un nivel suficientemente alto para que sus músculos y procesos metabólicos trabajen con máxima eficiencia con el fin de suministrar la potencia necesaria para volar, cualquiera que sea la temperatura exterior. Esta capacidad fisiológica para mantener la temperatura interna, que por lo regular es más alta que la ambiental, es característica tanto de las aves como de los mamíferos, animales a los que se suele describir como de sangre caliente o endotérmicos. En contraste, la temperatura corporal de los invertebrados, peces, anfibios y reptiles fluctúa con la temperatura ambiental, aunque estos animales ejercen cierto control sobre su temperatura corporal por medio de su comportamiento (por ejemplo, tomando el sol o buscando la sombra).

Los animales de sangre caliente como las aves tienen una alta tasa metabólica, la cual aumenta su demanda de energía y requiere de una eficiente oxigenación de los tejidos. Por consiguiente, las aves tienen que comer con frecuencia y poseen adaptaciones circulatorias y respiratorias que ayudan a satisfacer la necesidad de eficiencia. El corazón de las aves tiene cuatro cámaras, lo que evita que se mezcle la sangre oxigenada con la desoxigenada (los caimanes y cocodrilos también tienen un corazón de cuatro cámaras). El sistema respiratorio de las aves se complementa con sacos de aire que



FIGURA 24-12 El Archeopteryx, el "eslabón perdido" entre los reptiles y las aves
Un *Archeopteryx* se conserva en esta piedra caliza de 150 millones de años de antigüedad. Las plumas, una característica única de las aves, se distinguen con toda claridad; también es evidente que tuvo antepasados reptiles, pues al igual que los reptiles modernos (pero a diferencia de las aves actuales), el *Archeopteryx* tenía dientes, cola y garras.

aportan una dotación continua de aire oxigenado a los pulmones, aun cuando el ave exhala.

Los mamíferos producen leche para sus crías

Una rama del árbol evolutivo de los reptiles dio origen a un grupo que desarrolló pelo y divergió para constituir los mamíferos (clase Mammalia). Los mamíferos aparecieron por primera vez hace aproximadamente 250 millones de años, pero no se diversificaron ni llegaron a predominar en la Tierra sino hasta que se extinguieron los dinosaurios hace cerca de 65 millones de años. En la mayoría de los mamíferos, el pelaje protege y aísla al cuerpo caliente. Al igual que las aves, caimanes y cocodrilos, los mamíferos tienen un corazón de cuatro cámaras que incrementa la cantidad de oxígeno que llega a los tejidos. Como sus patas fueron diseñadas para correr y no para reptar, los mamíferos son veloces y ágiles.

Los mamíferos se llaman así porque producen leche por medio de las **glándulas mamarias** que utilizan todas las hembras de esta clase para amamantar a sus crías. Además de estas glándulas únicas, el cuerpo de los mamíferos tiene glándulas sudoríparas, odoríferas y sebáceas (que producen aceite), ninguna de las cuales se encuentra en otros vertebrados. El sistema nervioso de los mamíferos ha contribuido de manera significativa a su éxito al hacer posible su adaptación conductual a los cambios ambientales. El cerebro está más desarrollado que el de cualquier otro grupo de vertebrados, lo que confiere a los mamíferos curiosidad y facilidad para el aprendizaje inigualables. Su cerebro tan desarrollado permite a los mamíferos alterar su comportamiento con base en la experiencia, lo que les ayuda a sobrevivir en un entorno cambiante. Los periodos relativamente largos de cuidado paternal después del nacimiento permiten a algunos mamíferos aprender bastante bajo la guía de los progenitores. Los seres humanos y otros primates son buenos ejemplos de ello. De hecho, el cerebro grande del ser humano ha sido el factor principal que lo ha conducido al dominio del planeta Tierra.

Las 4600 especies de mamíferos incluyen tres linajes evolutivos: monotremas, marsupiales y mamíferos placentarios.

Los monotremas son mamíferos que ponen huevos

A diferencia de otros mamíferos, los **monotremas** ponen huevos en vez de dar a luz a crías vivas. Este grupo incluye sólo tres especies: el ornitorrinco y dos especies de animales con púas que se alimentan de hormigas, conocidos también como equidnas (**FIGURA 24-13**). Los monotremas se encuentran sólo en Australia (el ornitorrinco y el equidna de nariz corta) y en Nueva Guinea (el equidna de nariz larga).

Los equidnas son terrestres y se alimentan de insectos o lombrices que encuentran al escarbar la tierra. Los ornitorrincos buscan alimento en el agua y se sumergen en ella para atrapar pequeños vertebrados e invertebrados. El cuerpo del ornitorrinco está bien adaptado a este modo de vida acuático: tiene una forma hidrodinámica, patas membranosas, una cola ancha y un hocico carnoso como de pato que le sirve para localizar el alimento.

Los huevos de los monotremas tienen cascarón con aspecto parecido al del cuero; la madre los incuba de 10 a 12 días. Los equidnas tienen una bolsa especial para incubar los huevos, pero los huevos del ornitorrinco se incuban entre la cola de la madre y su abdomen. Los monotremas recién nacidos son pequeños e indefensos y se alimentan de la leche que secreta la madre. Sin embargo, los monotremas carecen de pezones. La leche que producen las glándulas mamarias escurre de los conductos del abdomen de la madre y moja la piel que está alrededor de ellos; entonces las crías lamen la leche.

La diversidad de los marsupiales alcanza su punto máximo en Australia

En todos los mamíferos, excepto en los monotremas, los embriones se desarrollan en el útero, un órgano muscular que está en el aparato reproductor femenino. El revestimiento del útero se combina con las membranas derivadas del embrión

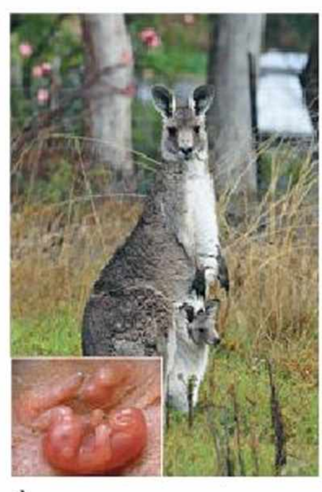


a)



b)

FIGURA 24-13 Monotremas
a) Los monotremas, como este ornitorrinco, ponen huevos coriáceos (es decir, con aspecto de cuero) parecidos a los de los reptiles. Los ornitorrincos viven en madrigueras que excavan a orillas de los ríos, lagos o arroyos. **b)** Las cortas extremidades y gruesas garras de los equidnas les ayudan a desenterrar insectos y lombrices con los que se alimentan. Las duras espinas que cubren el cuerpo de estos animales son en realidad pelaje modificado.



a)



b)



c)

FIGURA 24-14 Marsupiales

a) Los marsupiales, como el wallaby, dan a luz a crías extremadamente inmaduras, que inmediatamente se sujetan a un pezón y se desarrollan dentro de la bolsa protectora de la madre (imagen en recuadro). ***b)*** El oso australiano o wombat es un marsupial que vive en su madriguera; su bolsa se abre hacia la parte posterior del cuerpo para evitar que entre el polvo y los desechos al estar cavando el túnel de la madriguera. Uno de los depredadores del oso australiano es ***c)*** el diablo de Tasmania, el marsupial carnívoro más grande.

para formar la **placenta**, una estructura que permite el intercambio de gases, nutrimentos y desechos entre los sistemas circulatorios de la madre y del embrión.

En los **marsupiales**, el embrión se desarrolla en el útero, pero sólo durante un breve periodo. Las crías de marsupiales nacen en una etapa inmadura de desarrollo. Inmediatamente después del nacimiento, reptan hacia un pezón, lo sujetan firmemente y se nutren de la leche para completar su desarrollo. En la mayoría de las especies de marsupiales, pero no en todas, el desarrollo después del nacimiento tiene lugar dentro de una bolsa protectora.

Solamente una especie de marsupiales, la zarigüeya de Virginia, es nativa de Norteamérica. La mayoría de las 275 especies de marsupiales se encuentran en Australia, donde los marsupiales, como los canguros, han llegado a ser el emblema de esta isla continente. Los canguros son los marsupiales más grandes y llamativos de Australia; la especie más grande, el canguro rojo, puede alcanzar una altura de 2.10 metros y es capaz de dar saltos de 9 metros de longitud cuando se desplaza con máxima rapidez. Aunque los canguros son quizá los marsupiales más conocidos, el grupo abarca especies con una gama de tamaños, formas y modos de vida, incluidos el koala, el oso australiano y el diablo de Tasmania (**FIGURA 24-14**).

Los mamíferos placentarios habitan en tierra, aire y mar

La mayoría de las especies de mamíferos son **placentarias**, y se llaman así porque su placenta es mucho más compleja que la de los marsupiales. Comparados con los marsupiales, los mamíferos placentarios conservan a sus crías en el útero durante periodos más largos, de manera que las crías completan su desarrollo embrionario antes de nacer.

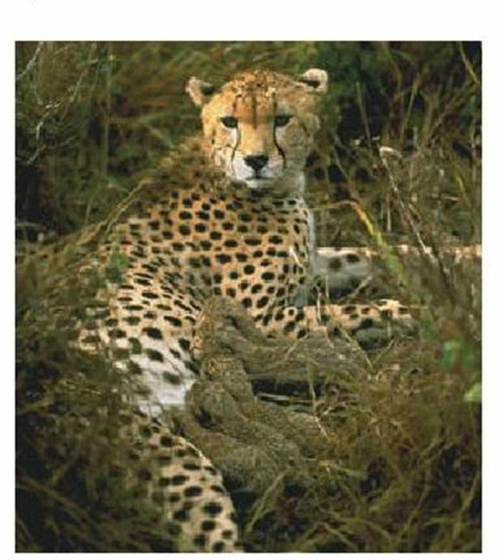
Los mamíferos placentarios han desarrollado una extraordinaria diversidad de formas. El murciélago, el topo, el impala, la ballena, la foca, el mono y el guepardo son prueba de que los mamíferos se han propagado por casi todos los hábitat y de que sus cuerpos se han adaptado perfectamente a diversos modos de vida (**FIGURA 24-15**). Los grupos más grandes de mamíferos placentarios, en términos de número de especies, son los murciélagos y los roedores.

Los roedores representan casi el 40 por ciento de las especies de mamíferos. La mayoría de las especies de roedores son las ratas o ratones, pero el grupo también incluye ardillas, hámsteres, cobayas, puercoespines, castores, marmotas, ardillas listadas y ratones de campo. El roedor más grande, el capibara, se encuentra en Sudamérica y puede llegar a pesar hasta 50 kilogramos. La carne de capibara se consume bastante en Sudamérica, en su mayor parte como producto de la caza, aunque también es común que estos animales se críen en ranchos con fines comerciales.

Cerca del 20 por ciento de las especies de mamíferos son murciélagos, los únicos mamíferos que desarrollaron alas y que son capaces de volar. Los murciélagos llevan una vida nocturna y durante el día descansan en cuevas, hendiduras de rocas, árboles o incluso en las casas. La mayoría de las especies de murciélagos han desarrollado adaptaciones para alimentarse de un tipo de comida en particular. Algunos comen frutas; otros se alimentan del néctar de las flores que se abren durante la noche. La mayoría de los murciélagos son depredadores, incluidas las especies que cazan ranas, peces e incluso a otros murciélagos. Unas pocas especies (los vampiros) subsisten por completo a partir de la sangre que chupan por medio de incisiones que hacen en la piel de los mamíferos o aves cuando están dormidos. Sin embargo, la mayoría de los murciélagos depredadores se alimentan de insectos voladores, a los cuales localizan por medio del eco. El murciélago emite ondas sonoras breves de alta frecuencia (demasiado agudas para el oído humano). Estas ondas rebotan en los objetos que hay alrededor y producen eco, el cual, al regresar al oído de los murciélagos, les permite localizar a sus presas.


a)


b)


c)


d)

FIGURA 24-15 Diversidad de los mamíferos placentarios
a) Esta ballena jorobada le da un impulso a su cría. ***b)*** Un murciélago, el único mamífero capaz de volar, se orienta de noche mediante una especie de sonar. Sus largas orejas le ayudan a percibir los ecos de sus agudos chillidos que rebotan en los objetos cercanos. ***c)*** Los mamíferos deben su nombre a las glándulas mamarias con las que las hembras amamantan a sus crías, como esta madre guepardo. ***d)*** El orangután macho puede llegar a pesar hasta 75 kilogramos. Estos simios inteligentes y agradables habitan en los bosques pantanosos de ciertas regiones del trópico y están en peligro de extinción, debido a la caza de que son objeto y a la destrucción de su hábitat.

CONEXIONES EVOLUTIVAS

¿Los seres humanos son un éxito biológico?

Físicamente, los seres humanos son especímenes biológicos bastante notables. Para ser animales tan grandes, no somos ni muy rápidos ni muy fuertes, y carecemos de armas naturales como colmillos y garras. Es el encéfalo humano, con su corteza cerebral enormemente desarrollada, lo que verdaderamente nos distingue de otros animales. Nuestro cerebro dio origen a nuestra mente, la cual, por medio de destellos individuales de brillantez y la búsqueda de metas comunes, ha creado maravillas. Ningún otro animal podría haber esculpido las columnas del Partenón, y mucho menos reflexionar sobre la belleza de este antiguo templo griego. Sólo nosotros pudimos erradicar la viruela y la poliomielitis, domesticar otras formas de vida, penetrar en el espacio por medio de cohetes y volar a las estrellas en nuestra imaginación.

¿Somos entonces los seres vivos que más éxito han alcanzado? La duración de la existencia humana representa apenas un instante en los 3500 millones de años de vida sobre la Tierra. Sin embargo, durante los últimos 300 años, la población humana se ha incrementado de 500 millones a 6 mil millones y actualmente crece a razón de 1 millón de personas cada 4 días. ¿Es esto una medida de nuestro éxito? Al expandirnos por todo el globo, hemos llevado a la extinción al menos a otras 300 especies. Durante nuestra vida, la rápida destrucción de las selvas tropicales y de los diversos hábitat erradicará millones de especies de plantas e invertebrados, a los que nunca conoceremos siquiera. Muchas de nuestras

ENLACES CON LA VIDA ¿Los animales pertenecen a los laboratorios?

Los animales vertebrados están sometidos a muchas investigaciones en los laboratorios, en parte porque los biólogos, al igual que la mayoría de la gente, tienden a interesarse más en los vertebrados que en otros tipos de organismos. Sin embargo, el empleo de vertebrados en las investigaciones surge de su parecido con los seres humanos. A menudo los investigadores esperan responder a preguntas acerca de la biología humana y emplean la información obtenida por medio de la experimentación en ratas, ratones, perros, monos y otros vertebrados (FIGURA E24-2). Muchos de estos experimentos podrían considerarse como faltos de ética si se hicieran con seres humanos. Por ejemplo, no es permisible exponer a los humanos de manera intencional a microorganismos causantes de enfermedades, ni tampoco inyectarles fármacos que no han sido probados aún, ni experimentar nuevas técnicas quirúrgicas en personas sanas, o matar intencionalmente a alguien con fines de investigación. No obstante, tales manipulaciones se realizan de forma rutinaria con los animales de laboratorio.

Algunos observadores y activistas argumentan que los animales tienen derecho a que se les proteja contra el dolor causado por las investigaciones científicas. Desde este punto de vista, los humanos no tienen derecho a someter a los miembros de otras especies a tratamientos que serían poco éticos si se aplicaran a personas, por lo que no se justifica el dolor que se provoca a los animales en los experimentos. Muchos científicos, sin embargo, objetan con insistencia la afirmación de que la investigación en animales es poco ética, argumentando que el progreso del conocimiento científico, incluidos los tratamientos que salvan vidas humanas, requiere de las investigaciones utilizando animales vertebrados.

¿Qué piensas acerca de esto? ¿Es siempre poco ético que se hagan investigaciones científicas utilizando animales? ¿O es aceptable en algunos tipos de investigación e inaceptable en otros? ¿O estás satisfecho con el sistema actual en que los científicos tienen toda la libertad para emplear animales en sus investigaciones, y en el que los animales están protegidos por reglamentaciones que limitan su sufrimiento?

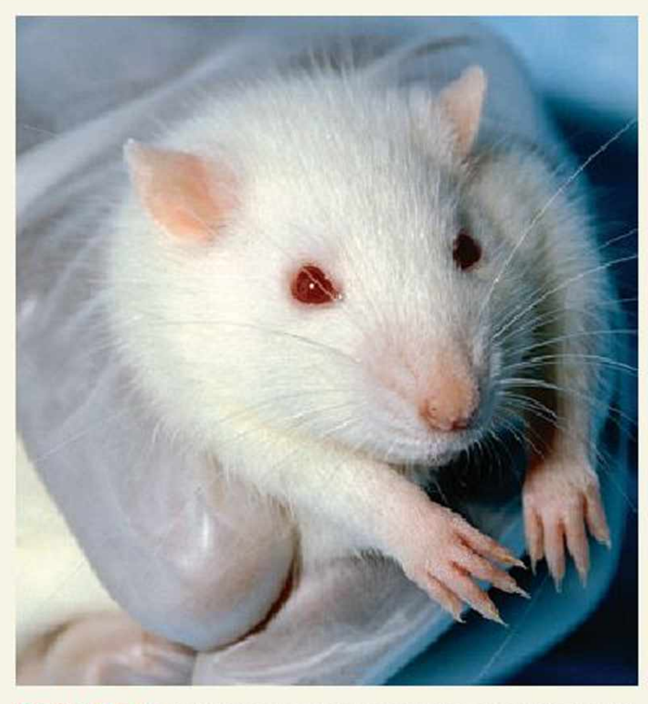


FIGURA E24-2 Las ratas son los vertebrados que más se utilizan en los laboratorios dedicados a la investigación

actividades han alterado el entorno de formas que son hostiles para la vida, incluida la nuestra. El ácido producido por las plantas generadoras de electricidad y por los automóviles se precipita sobre la tierra en forma de lluvia, la cual es una amenaza para nuestros bosques y lagos, además de erosionar el mármol del Partenón. Cada día se extienden más los desiertos a medida que se expande el pastoreo excesivo y se talan bosques. Nuestras tendencias agresivas, acicateadas por las presiones de deseos y necesidades, y magnificadas por el poder de nuestra tecnología, nos han capacitado para destruirnos a nosotros mismos junto con casi todas las demás formas de vida.

La mente humana es la fuente de nuestros problemas más urgentes y también nuestra mayor esperanza de resolverlos. ¿Dedicaremos nuestro potencial mental para mitigar las consecuencias de nuestros actos, controlar nuestras poblaciones y preservar los ecosistemas que son el sustento de nuestras vidas y de otras formas de vida? ¿Somos un fenomenal éxito biológico, o una brillante catástrofe? Quizás los próximos siglos nos darán la respuesta.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO HISTORIA DE PECES



Después de que Marjorie Courtney-Latimer descubrió el celacanto, J. L. B. Smith se dio a la tarea de buscar más ejemplares en las aguas de Sudamérica. No encontró ninguno, sino hasta 1952, cuando unos pescadores de la isla Comoros, al leer los volantes que ofrecían una recompensa a quien encontrara un celacanto, se pusieron en contacto con Smith para darle la noticia de que tenían un ejemplar. Smith voló de inmediato a Comoros, y se sabe que lloró de alegría cuando tomó entre sus manos el ejemplar de celacanto que pesaba casi 40 kilogramos, que lo estaba esperando.

Desde entonces, los pescadores han atrapado cerca de 200 celacantos, en su mayoría en aguas de la isla Comoros, y también alrededor del cercano Madagascar y frente a las costas de Mozambique y Sudáfrica. Los científicos pensaban que el hábitat de este pez estaba restringido a una zona relativamente pequeña del Océano Índico occidental, por lo que se generó un verdadero revuelo cuando algunos ejemplares se descubrieron en Indonesia, a una distancia de 9600 kilómetros. Las pruebas de DNA mostraron que estos celacantos indonesios eran miembros de una segunda especie.

Aunque los especímenes de celacantos han revelado bastante información acerca de su anatomía, sus hábitat y comportamiento todavía permanecen en el misterio. Las observaciones de las investigaciones submarinas sugieren que los celacantos pasan mucho tiempo metidos en cuevas y debajo de formaciones rocosas a profundidades de entre 100 y 400 metros. La localización por radio sugiere que pueden aventurarse a salir a mar abierto por las noches, probablemente en busca de alimento. Casi todos los ejemplares observados (o atrapados) miden cuando menos 90 cm de longitud, lo cual sugiere que las crías deben viajar a lugares muy retirados de las poblaciones principales de adultos para poder madurar, aunque todavía no se ha descubierto cuáles son esos lugares.

Las poblaciones conocidas de celacantos son pequeñas y consisten en unos cuantos cientos de individuos; parece que esta cifra se está reduciendo. Parte de esta reducción se debe a la pesca, aunque los pescadores los atrapan casi siempre por mero accidente al buscar especies de mayor aceptación comercial. Los esfuerzos de conservación desplegados en Sudáfrica y en Comoros se enfocan principalmente a introducir métodos de pesca que reduzcan las probabilidades de capturar celacantos por accidente.

Piensa en esto Muchos relatos relacionados con los celacantos se refieren a ellos como "fósiles vivientes", un término que se aplica también a los caimanes, los árboles ginkgo, los cangrejos bayoneta y otras especies cuya apariencia moderna es semejante a la de los fósiles. Esta designación de fósiles vivientes significa que estos organismos han evolucionado muy poco durante un periodo muy largo. ¿Piensas que esto es una afirmación precisa? ¿Es correcto decir que los "fósiles vivientes" han evolucionado más lentamente o han sufrido menos cambios evolutivos que otras especies?

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

24.1 ¿Cuáles son las características distintivas de los cordados?

El filum Chordata incluye dos grupos de invertebrados, los anfioxos y los tunicados, así como los vertebrados. Todos los cordados poseen un notocordio, un cordón nervioso dorsal hueco, hendiduras branquiales faríngeas y una cola post-anal en alguna etapa de su desarrollo. Los vertebrados son un subfilum de cordados y tienen espina dorsal, la cual es parte de su endoesqueleto vivo.

Web tutorial 24.1 Cordados

24.2 ¿Cuáles son los principales grupos de vertebrados?

Los mixinos son cordados en forma de anguila, que carecen de mandíbulas y de una espina dorsal verdadera y, por lo tanto, no son verdaderos vertebrados. Las lampreas son vertebrados sin mandíbulas; las especies de lampreas más conocidas son parásitos de los peces.

Todos los anfibios tienen patas, y la mayoría tiene pulmones sencillos para respirar en el aire y no en el agua. La mayoría de ellos están confinados a hábitat terrestres relativamente húmedos debido a su necesidad de conservar húmeda su piel, a que su fecundación es externa, y a que sus huevos y larvas se desarrollan en el agua.

Los reptiles tienen pulmones bien desarrollados, su piel es seca y está recubierta de escamas relativamente impermeables, su fecundación es interna, y sus huevos amnióticos tienen su propia dotación de agua. Los reptiles están bien adaptados a los hábitat terrestres más secos.

Las aves también son totalmente terrestres y presentan adaptaciones adicionales que les permiten que los músculos respondan con rapidez independientemente de la temperatura ambiental, como una temperatura corporal elevada. El cuerpo de las aves está diseñado para volar, ya que tienen plumaje, huesos huecos y sistemas circulatorio y respiratorio eficientes, así como un sentido de la vista muy desarrollado.

Los mamíferos tienen pelaje aislante y dan a luz a crías vivas que se alimentan con leche materna. El sistema nervioso de los mamíferos es el más complejo del reino animal, lo que los capacita para aprender mejor y adaptarse a los cambios ambientales.

TÉRMINOS CLAVE

amnios *pág.* 490
cartílago *pág.* 483
cola post-anal *pág.* 483
columna vertebral *pág.* 483
cordón nervioso *pág.* 482
glándula mamaria *pág.* 492
hendidura branquial faríngea *pág.* 483
huevo amniótico *pág.* 490
marsupial *pág.* 493
monotrema *pág.* 492
notocordio *pág.* 483
placenta *pág.* 493
placentario *pág.* 493
vertebrado *pág.* 482

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Describe brevemente cada una de las siguientes adaptaciones y explica el significado de cada una: columna vertebral, mandíbulas, extremidades, huevo amniótico, plumas, placenta.
2. Lista los grupos de vertebrados que presenten las siguientes características:
   a) Un esqueleto de cartílago
   b) Un corazón de dos cámaras
   c) Un huevo amniótico
   d) Sangre caliente
   e) Un corazón de cuatro cámaras
   f) Una placenta
   g) Pulmones con sacos de aire
3. Lista cuatro características específicas de los cordados.
4. Describe las formas en que los anfibios se adaptan a la vida terrestre. ¿En qué formas todavía están restringidos los anfibios a un ambiente acuoso o húmedo?
5. Lista las adaptaciones que diferencian a los reptiles de los anfibios y que ayudan a los reptiles a adaptarse a la vida en ambientes terrestres secos.
6. Lista las adaptaciones de las aves que contribuyen a su capacidad para volar.
7. ¿En qué difieren los mamíferos de las aves y qué adaptaciones comparten?
8. ¿Cómo ha contribuido el sistema nervioso de los mamíferos a su éxito?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. ¿Los mixinos son vertebrados o invertebrados? ¿En qué características te basaste para contestar esta pregunta? ¿Es importante que seas capaz de ubicarlos en una categoría u otra? ¿Por qué?
2. ¿La disminución de las poblaciones de anfibios debe preocupar a los seres humanos? ¿Y el incremento de las deformidades en las ranas? ¿Por qué es importante comprender las causas de estos fenómenos?
3. Explica los atributos que utilizarías para defender el éxito biológico entre los animales. ¿Los seres humanos son un éxito biológico según estas pautas? ¿Por qué?

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Attenborough, David. *The Life of Birds*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1998. Una investigación a fondo de las adaptaciones de las aves; incluye hermosas fotografías.

Attenborough, David. *The Life of Mammals*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002. Un estudio sobre los mamíferos y cómo viven, con bellas fotografías.

Blaustein, A. R. "Amphibians in a Bad Light". *Natural History*, octubre de 1994. Disminuciones recientes en las poblaciones y diversidad de los anfibios están vinculadas con posibles daños por la luz ultravioleta que está penetrando por la deteriorada capa de ozono.

Blaustein, A. y Johnson, P. T. J. "Explaining Frog Deformities". *Scientific American*, febrero de 2003. Los incrementos drásticos en las deformaciones de las ranas son causados por una epidemia parasitaria exacerbada por la degradación ambiental.

Duellman, W. E. "Reproductive Strategies of Frogs". *Scientific American*, julio de 1992. Los renacuajos que viven libremente son sólo una forma en la que estos anfibios crecen desde que salen del huevo hasta alcanzar la adultez.

Pauly, D. y Watson, R. "Counting the Last Fish". *Scientific American*, julio de 2003. Un resumen de la evidencia de que las poblaciones de peces están sufriendo una disminución catastrófica y un análisis sobre lo que se debería hacer.

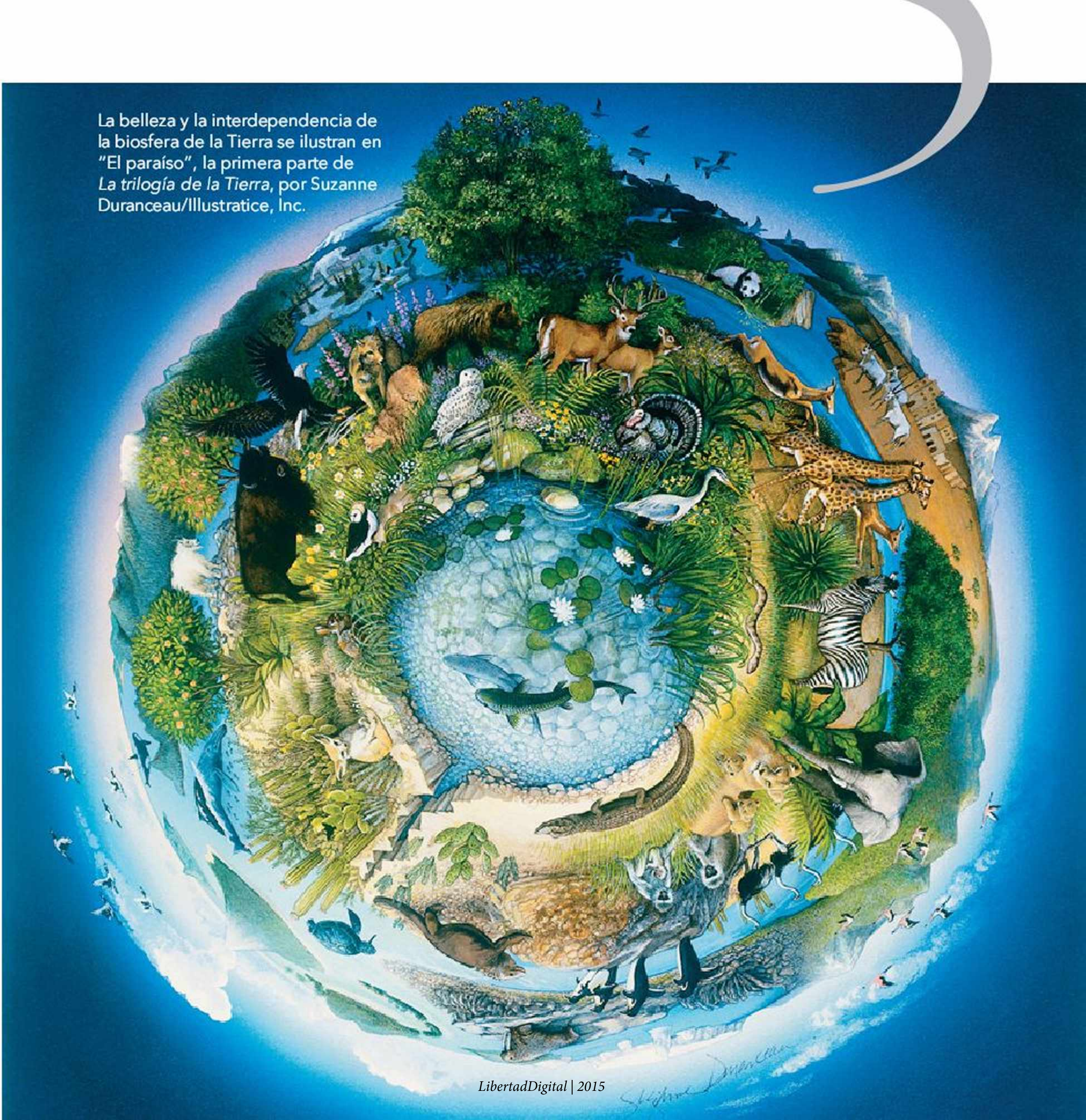
Perkins, S. "The Last Pisces of an Evolutionary Puzzle". *Science News*, 5 de mayo de 2001. Un resumen de las investigaciones recientes sobre los celacantos y su hábitat natural.

Raloff, J. "Empty Nets". *Science News*, 4 de junio de 2005. Una actualización sobre cómo la pesca excesiva realizada por el hombre amenaza las poblaciones de peces cartilaginosos y óseos.

UNIDAD

Ecología

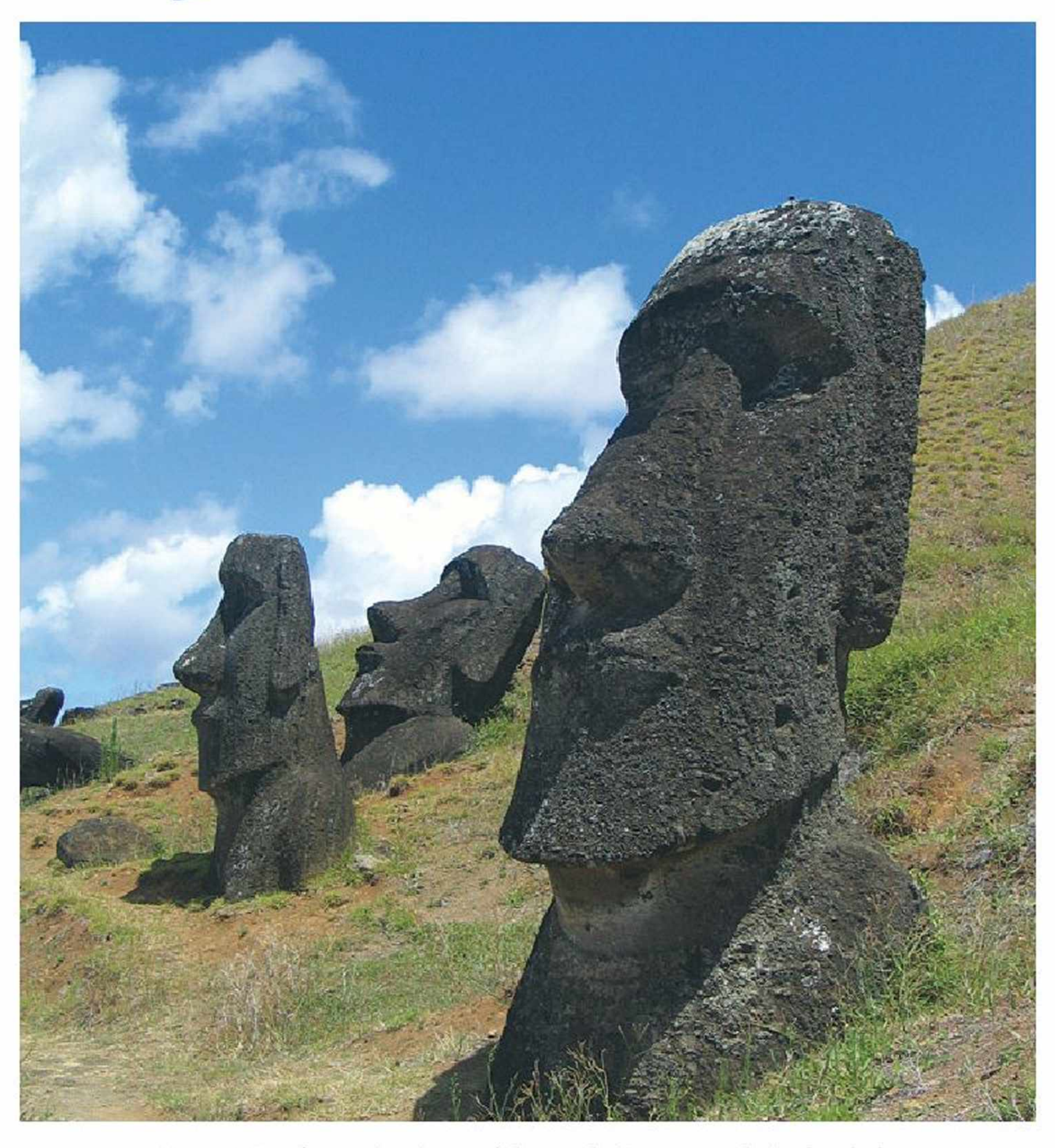
5



La belleza y la interdependencia de la biosfera de la Tierra se ilustran en "El paraíso", la primera parte de *La trilogía de la Tierra*, por Suzanne Duranceau/Illustratice, Inc.

CAPÍTULO

25 Crecimiento y regulación de las poblaciones



Una estatua de apariencia perpleja se asienta en un paisaje desolado en la Isla de Pascua. Si pudieran hablar, las estatuas de la Isla de Pascua nos contarían acerca de una población que sobrepasó la capacidad de su ambiente para sostenerla.

DE UN VISTAZO



ESTUDIO DE CASO EL MISTERIO DE LA ISLA DE PASCUA

¿POR QUÉ DESAPARECEN LAS CIVILIZACIONES? Entre quienes se han hecho esta pregunta estuvieron los primeros europeos en llegar a la Isla de Pascua en el siglo XVIII. Estos navegantes estaban sorprendidos por las enormes estatuas de piedra que dominan el paisaje baldío de la isla. Los pocos habitantes de la isla no tenían registros escritos ni recuerdos de los creadores de las estatuas, ni poseían la tecnología que habría sido necesaria para transportar y levantar esas enormes y pesadas estructuras. Mover tales objetos los 10 kilómetros desde la cantera más cercana y luego manipularlos en una posición vertical habría requerido largas cuerdas y vigas muy resistentes. Sin embargo, la Isla de Pascua estaba desprovista de todo lo que pudiera tener madera resistente o fibras para cuerda. No había árboles y ninguno de los escasos arbustos que ahí crecía medía más de 3 metros.

Una pista importante para el misterio de la Isla de Pascua la revelaron los científicos que estudiaron los granos de polen que encontraron en las capas de sedimentos antiguos. Como es posible determinar la edad de cada una de esas capas de sedimentos y como cada especie vegetal puede identificarse gracias a la apariencia única de su polen, el análisis de éste revela cómo la vegetación cambia con el paso del tiempo.

El registro del polen de la Isla de Pascua demostró que antes de la llegada de los seres humanos, la isla tenía bosque diversos, incluyendo árboles toromiro que hacen excelente leña, árboles hauhau que proporcionan fibras para cuerdas, y palmeras con troncos grandes y rectos que habrían fungido como rodillos para mover las estatuas. No obstante, en el siglo XV de nuestra era, cerca de mil años después de la llegada de los seres humanos, casi todos los árboles de la Isla de Pascua habían desaparecido. Algunos científicos suponen que las actividades de limpiar la tierra para la agricultura y de cortar árboles para obtener leña y materiales de construcción, durante mil años, destruyeron el bosque.

Aparentemente la cultura que erigió las estatuas desapareció junto con el bosque. ¿Podría haber alguna relación entre ambas desapariciones?

Con este capítulo se inicia nuestro estudio sobre la **ecología** (término que proviene de la palabra griega *oikos*, que significa "lugar para vivir" o "casa"). La ecología se refiere al estudio de las relaciones entre los seres vivos y su ambiente inanimado. El ambiente está integrado por un componente **abiótico** (inanimado), que incluye el suelo, el agua y el clima; y un componente **biótico** (vivo), que incluye todas las formas de vida. El término **ecosistema** se refiere tanto al ambiente inanimado, como a todos los organismos vivos que están presentes en una zona definida, como la isla que se describe en Estudio de caso de este capítulo. Dentro de un ecosistema, todas las poblaciones de organismos que interactúan forman la **comunidad**. En algún tiempo la Isla de Pascua albergó una comunidad floreciente de varias especies de árboles ahora extintas, así como arbustos y pastos, insectos, microorganismos y muchas especies de aves.

¿Qué es lo que impide que las poblaciones naturales crezcan excesivamente y mueran de hambre? ¿Qué ocurre cuando diferentes organismos compiten por el mismo tipo de alimento, por el espacio o por otros recursos? ¿Por qué la población humana continúa expandiéndose mientras otras fluctúan, permanecen estables o disminuyen? En este capítulo encontraremos respuestas a tales preguntas, a lo largo de nuestro estudio acerca del crecimiento de las poblaciones y de su control. En el resto de esta unidad veremos primero las *comunidades* y las interacciones que se dan en su interior, luego describiremos las leyes naturales que rigen el funcionamiento de los ecosistemas y exploraremos la diversidad de los ecosistemas que constituyen la *biosfera*, que abarca todas las formas de vida de la Tierra. Finalmente examinaremos la influencia del ser humano sobre la biosfera y nuestros intentos por conservar la biodiversidad.

25.1 ¿CÓMO CAMBIAN DE TAMAÑO LAS POBLACIONES?

Una **población** se compone de todos los miembros de una especie específica que viven dentro de un ecosistema. Por ejemplo, en la Isla de Pascua las palmeras, los árboles hauhau y los toromiru constituían una población diferente cada una.

Los estudios de los ecosistemas no alterados muestran que ciertas poblaciones tienden a conservar un tamaño relativamente estable al paso del tiempo, otras fluctúan de forma casi cíclica, y unas más varían esporádicamente en función de variables ambientales complejas. Sin embargo, a diferencia de la mayoría de las especies no humanas, la población humana en conjunto ha experimentado un crecimiento sostenido durante siglos. Examinemos ahora cómo y por qué crecen las poblaciones, para después estudiar las fuerzas que controlan ese crecimiento.

Los factores que determinan si el tamaño de una población cambia y en qué magnitud son tres: **1.** los nacimientos, **2.** las muertes y **3.** la migración. Los organismos se incorporan a una población por nacimiento o por **inmigración** (migración hacia adentro), y la abandonan por muerte o por **emigración** (migración hacia afuera). Una población permanecerá estable si, en promedio, se integran a ella tantos individuos como los que la abandonan. Una población crece cuando el número de nacimientos, más el número de inmigrantes, sobrepasa el número de muertes más el número de emigrantes. La población disminuye cuando ocurre lo contrario. Una ecuación simple del cambio de tamaño de una población en un periodo específico es la siguiente:

$$\textbf{(nacimientos} - \textbf{muertes)} + \textbf{(inmigrantes} - \textbf{emigrantes)} = \textbf{cambio en el tamaño de la población}$$

En muchas poblaciones naturales los organismos que llegan o se van representan una contribución relativamente pequeña al cambio de la población; en consecuencia, los índices de natalidad y de mortalidad son los factores primordiales que influyen en su crecimiento. Por sencillez, entonces, omitiremos la inmigración y la emigración en cálculos futuros del cambio de la población.

El tamaño de cualquier población es el resultado de la interacción entre los dos principales factores opuestos que determinan los índices de natalidad y de mortalidad: el *potencial biótico* y la *resistencia ambiental*. El **potencial biótico** es el índice máximo al que la población podría crecer en las condiciones ideales, es decir, aquellas que hacen posible un índice de natalidad máximo y un índice de mortalidad mínimo. La **resistencia ambiental** se refiere a los límites al crecimiento de la población que los ambientes vivo e inanimado establecen; limita el crecimiento de la población y el tamaño definitivo de ésta incrementando las muertes y disminuyendo los nacimientos. Ejemplos de resistencia ambiental incluyen interacciones entre especies como la depredación y el parasitismo, así como la competencia que ocurre al interior de una especie y entre diferentes especies que usan los mismos recursos. La resistencia ambiental también abarca la disponibilidad siempre limitada de nutrimentos, energía y espacio; y los eventos naturales de breve duración como tormentas, incendios, heladas, inundaciones y sequías.

En la naturaleza, para los organismos longevos, la interacción entre el potencial biótico y la resistencia ambiental da por resultado un equilibrio entre el tamaño de la población y los recursos disponibles. Con la finalidad de entender cómo crecen las poblaciones y cómo se regula su tamaño, examinemos con detenimiento cada una de estas fuerzas.

El potencial biótico puede generar un crecimiento exponencial

El crecimiento de la población es una función de los índices de natalidad y de mortalidad, y del tamaño de la población

Con el paso del tiempo los cambios en el tamaño de las poblaciones dependen del índice de natalidad, del índice de mortalidad y del número de individuos que integran la población original. El **índice de natalidad** (n) y el **índice de mortalidad** (m) a menudo se expresan como el número de nacimientos (o muertes) por individuo durante una unidad específica de tiempo, como un mes o un año.

El **índice de crecimiento** (c) de una población es una medición del cambio de tamaño de la población por individuo y por unidad de tiempo. Este valor se determina restando el índice de mortalidad (m) del índice de natalidad (n):

$$\underset{\text{(índice de natalidad)}}{n} - \underset{\text{(índice de mortalidad)}}{m} = \underset{\text{(índice de crecimiento)}}{c}$$

Si el índice de mortalidad es mayor que el de natalidad, el índice de crecimiento será negativo y la población disminuirá.

Para calcular el índice de crecimiento anual de una población humana de 1000, donde se producen 150 nacimientos y 50 muertes cada año, utilizamos esta sencilla ecuación:

c =	**0.15**	**−**	**0.05**	**=**	**0.1 o 10 por**
(índice de crecimiento)	**(índice de natalidad)**		**(índice de mortalidad)**		**ciento por año**

Para calcular el número de individuos que se integran a una población en un periodo determinado (C), el índice de crecimiento (c) se multiplica por el tamaño de la población original (N):

C	**=**	**c**	**×**	**N**
(crecimiento de la población por unidad de tiempo)		**(índice de crecimiento)**		**(tamaño de la población)**

En este ejemplo, el crecimiento de población (cN) es igual a $0.1 \times 1000 = 100$ individuos en el primer año. Si este índice de crecimiento es constante, entonces, al año siguiente el tamaño de la población (N) empezará en 1100, y 110 (cN) nuevos individuos se integrarán a la población. Durante el tercer año se incorporarán 121 nuevos individuos, y así sucesivamente.

Esta modalidad de aumento continuamente acelerado del tamaño de población es un **crecimiento exponencial**, durante el cual la población (a lo largo de un periodo determinado) crece en un porcentaje fijo del tamaño que tiene al comenzar ese periodo. Por consiguiente, se agrega a la población un número creciente de individuos durante cada periodo sucesivo, con lo cual el tamaño de la población crece a un ritmo siempre acelerado. La gráfica del crecimiento exponencial de población suele designarse como una **curva en forma de J**. El crecimiento exponencial de la población se da siempre que el número de nacimientos excede sistemáticamente al de muertes. Esto sucede cuando, en promedio, durante su vida cada individuo produce más de un descendiente que sobrevive. Aunque el número de descendientes que un individuo produce cada año varía desde millones (como en el caso de una ostra) hasta uno o menos (en el caso del ser humano), cada organismo —ya sea por sí solo o como parte de una pareja que se reproduce sexualmente— tiene el potencial de reponerse a sí mismo muchas veces durante su vida. Este enorme potencial biótico ha evolucionado porque contribuye a asegurar que, en un mundo repleto de fuerzas de resistencia ambiental, algún descendiente sobreviva hasta tener su propia descendencia. Entre los diversos factores que influyen en el potencial biótico están los siguientes:

- La edad a la que el organismo se reproduce por primera vez
- La frecuencia con que ocurre la reproducción
- El número promedio de descendientes que se producen cada vez
- La duración del lapso reproductivo en la vida del organismo
- El índice de mortalidad de los individuos en condiciones ideales

Ilustraremos el concepto de crecimiento exponencial mediante algunos ejemplos, en los cuales difieren esos factores. Normalmente la bacteria *Staphylococcus* (**FIGURA 25-1a**) es un habitante inofensivo del interior y del exterior del cuerpo humano, donde el crecimiento de su población está limitado por la resistencia ambiental. Sin embargo, en un medio de cultivo ideal, por ejemplo, en natillas tibias, donde el *Staphylococcus* podría introducirse por accidente, cada célula bacteriana se dividiría cada 20 minutos y la población se duplicaría cada 20 minutos (tres veces por hora), provocando así la amenaza de intoxicación por alimentos. Cuanto más crezca la población, mayor será el número de células capaces de dividirse. El potencial reproductivo de las bacterias es tan grande que, hipotéticamente, los descendientes de una sola bacteria cubrirían la Tierra con una capa de más de dos metros de altura ¡en tan sólo 48 horas!

En cambio, el águila dorada es una especie de vida relativamente larga y de reproducción muy lenta (**FIGURA 25-1b**). Supongamos que el águila dorada llegara a vivir 30 años, que alcanzara la madurez sexual a los 4 años de edad, y que cada pareja de águilas tuviera dos crías cada año durante los 26 años restantes (línea roja). En la figura 25-1 se compara el crecimiento potencial en la población de las águilas con el de bacterias, suponiendo que no hay muertes en ninguna de las dos poblaciones durante el tiempo graficado. Aunque la escala de tiempo es muy diferente, advierte que la forma de las gráficas es prácticamente idéntica: ambas poblaciones presentan la curva en forma de J característica del crecimiento exponencial. La figura 25-1b muestra además lo que ocurre si la reproducción de las águilas se iniciara a la edad de 6 años (línea verde) en vez de a los 4. El crecimiento sigue siendo exponencial, aunque el tiempo necesario para alcanzar un tamaño específico aumenta considerablemente. Este resultado tiene implicaciones importantes para la población humana: una maternidad más tardía retrasa significativamente el crecimiento de la población. Si cada mujer tuviera tres hijos antes de cumplir los 20 años, la población crecería mucho más rápidamente, que si cada mujer tuviera cinco hijos pero comenzara a tenerlos a los 30 años de edad.

Hasta aquí, hemos examinado el crecimiento de la población únicamente considerando los índices de natalidad. Sin embargo, incluso en condiciones ideales las muertes son inevitables, y el potencial biótico toma en cuenta índices de mortalidad mínimos. En la **FIGURA 25-2** se comparan tres poblaciones bacterianas hipotéticas que sufren diferentes índices de mortalidad. Advierte que las tres curvas tienen la misma forma: siempre que los nacimientos superan las muertes, la población se aproxima en un momento dado a un tamaño infinito; pero un mayor índice de mortalidad incrementa el tiempo necesario para alcanzar un tamaño de población específico.

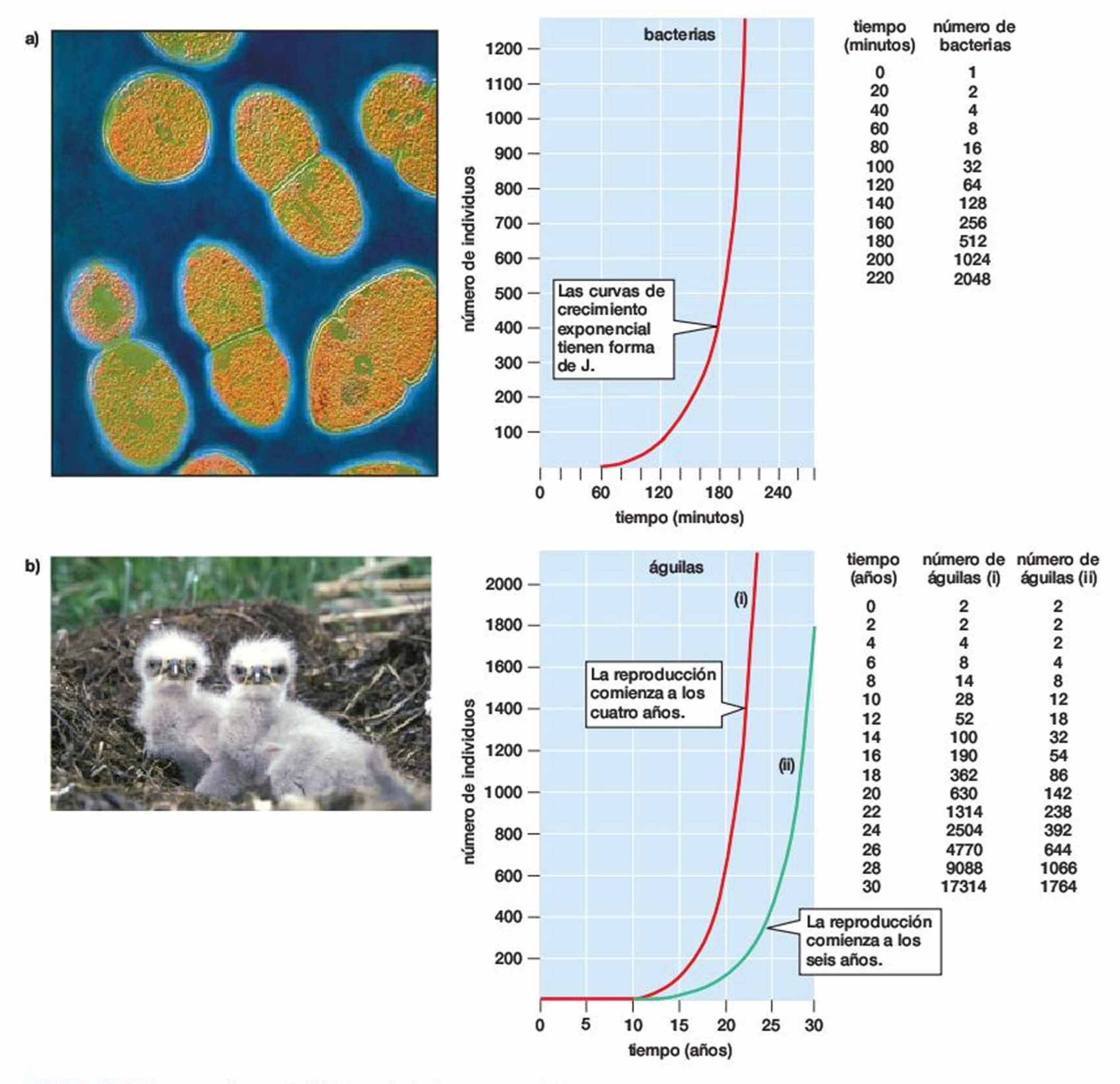
25.2 ¿CÓMO SE REGULA EL CRECIMIENTO DE LAS POBLACIONES?

El crecimiento exponencial ocurre sólo en condiciones especiales

En 1859 Charles Darwin escribió: "No hay excepción a la regla de que naturalmente todos los seres orgánicos se incrementan a un índice tan alto que, si no se destruyen, la Tierra pronto estaría cubierta por la descendencia de una sola pareja". No obstante, en la naturaleza, el crecimiento exponencial ocurre únicamente en circunstancias especiales y por un tiempo limitado.

Las poblaciones que sufren ciclos de auge y decadencia muestran crecimiento exponencial

El crecimiento exponencial en las poblaciones que sufren ciclos regulares, donde un crecimiento rápido de la población



tiempo (minutos)	número de bacterias
0	1
20	2
40	4
60	8
80	16
100	32
120	64
140	128
160	256
180	512
200	1024
220	2048

tiempo (años)	número de águilas (i)	número de águilas (ii)
0	2	2
2	2	2
4	4	2
6	8	4
8	14	8
10	28	12
12	52	18
14	100	32
16	190	54
18	362	86
20	630	142
22	1314	238
24	2504	392
26	4770	644
28	9088	1066
30	17314	1764

FIGURA 25-1 Curvas en forma de J del crecimiento exponencial
Todas las curvas de este tipo tienen la misma forma de J; la diferencia principal es la escala de tiempo. ***a)*** Crecimiento de una población de bacterias a partir de un solo individuo y con un tiempo de duplicación de 20 minutos. ***b)*** Crecimiento de una población de águilas, a partir de un solo par de crías, con edades de primera reproducción de 4 años (línea roja) y de 6 años (línea verde). Advierte en la tabla que, al cabo de 26 años, la población de águilas que comenzó a reproducirse a los 4 años es casi siete veces más grande que la de águilas que comenzaron a reproducirse a los seis años.

va seguido de una mortandad masiva repentina. Estos **ciclos de auge y decadencia** suceden en diversos organismos por razones variadas y complejas. Muchas especies de vida corta y reproducción rápida —desde algas hasta insectos— tienen ciclos de población estacionales que están ligados a cambios predecibles en la precipitación pluvial, temperatura o disponibilidad de nutrimentos (FIGURA 25-3). En los climas templados, las poblaciones de insectos crecen con rapidez durante la primavera y el verano, y luego decaen bruscamente con las severas y mortíferas heladas del invierno. Factores más complejos dan origen a ciclos de aproximadamente cuatro años en el caso de pequeños roedores, como el ratón campestre y el lemming, y ciclos de población mucho más largos en la liebre, la rata almizclera y el urogallo.

Las poblaciones de lemmings, por ejemplo, pueden crecer hasta que los roedores consumen en exceso su frágil ecosiste-

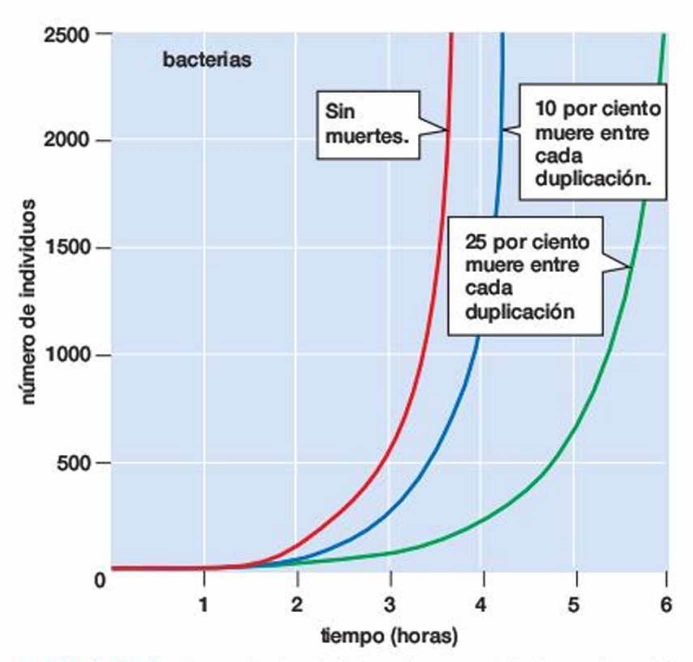


FIGURA 25-2 efecto de los índices de mortalidad en el crecimiento de las poblaciones
Las gráficas suponen que una población bacteriana se duplica cada 20 minutos. Advierte que la población en la que una cuarta parte de las bacterias mueren cada 20 minutos llega a ser de 2500, tan sólo 2 horas y 20 minutos después de la población en que no hay fallecimientos. **PREGUNTA: ¿Cómo necesitaría ser el índice de mortalidad para que se estabilizaran estas poblaciones?**

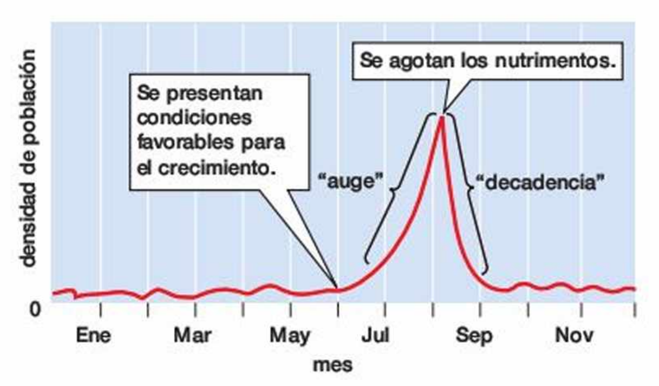


FIGURA 25-3 Ciclo de población de auge y decadencia
Densidad de población de cianobacterias (algas verdiazules) durante un ciclo anual de auge y decadencia en un lago. Las algas sobreviven a un nivel bajo a lo largo del otoño, el invierno y la primavera. A inicios de julio las condiciones se tornan favorables para el crecimiento y se produce un crecimiento exponencial hasta terminar agosto. Los nutrimentos se agotan pronto y la población decae rápidamente.

ma de tundra ártica. La falta de alimento, las crecientes poblaciones de depredadores y la tensión social provocada por la sobrepoblación, pueden favorecer una elevada y súbita mortalidad. Se producen numerosas muertes cuando los lemmings emigran en oleadas desde regiones de alta densidad de población. Durante esos drásticos desplazamientos en masa, los lemmings son presa fácil de los depredadores. Muchos se ahogan pues comienzan a nadar cuando se topan con una masa de agua, incluso el mar, pero no consiguen cruzar hasta el otro lado. A la postre la menguada población de lemmings causa una reducción en el número de depredadores (véase la sección "Investigación científica: Ciclos en las poblaciones de presas y depredadores") y una recuperación en la comunidad vegetal que normalmente serviría de alimento a los lemmings. Estas respuestas, a la vez, preparan el escenario para una nueva ronda de crecimiento exponencial de la población de lemmings (**FIGURA 25-4**).

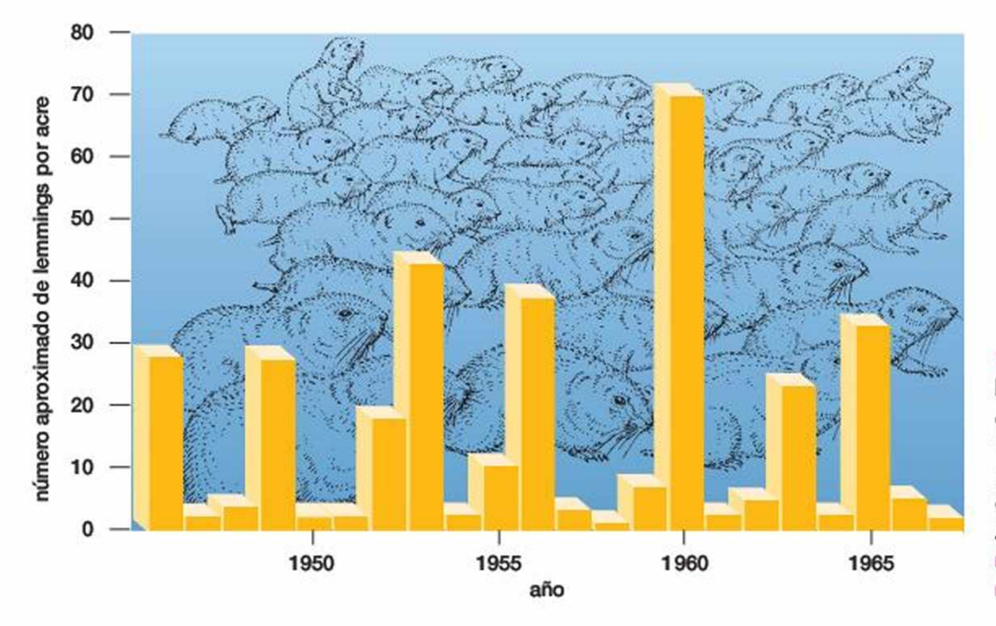


FIGURA 25-4 Ciclos de población de los lemmings seguidos por patrones de auge y decadencia
La densidad de población de los lemmings sigue aproximadamente un ciclo de cuatro años (datos de Point Barrow, Alaska). **PREGUNTA: ¿Qué factores harían que los datos en esta gráfica fueran algo erráticos e irregulares?**

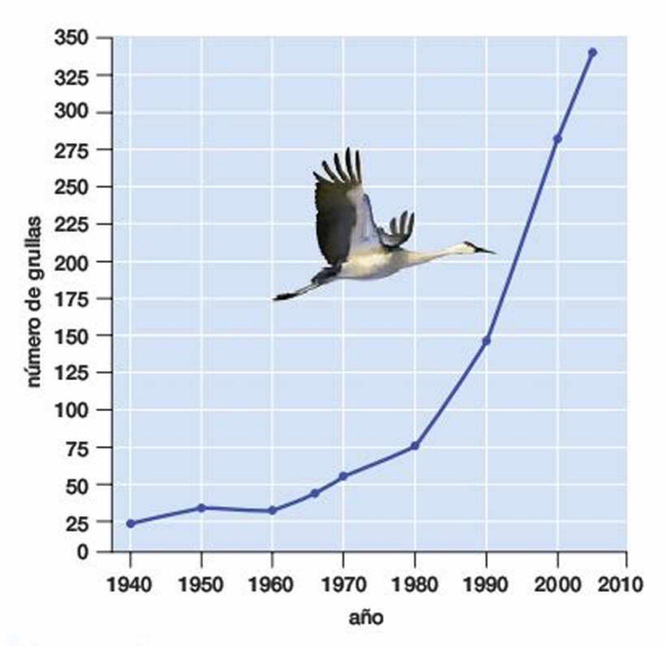


FIGURA 25-5 Crecimiento exponencial de grullas americanas salvajes
La caza y la destrucción del hábitat redujo la población mundial de la grulla americana a casi 20 ejemplares, hasta antes de que se le protegiera en 1940. Su población salvaje aumentó a 340 individuos para 2005. Observa la curva J característica del crecimiento exponencial.

El crecimiento exponencial sucede cuando los organismos invaden nuevos hábitat favorables

En las poblaciones que no presentan ciclos de auge y decadencia, puede haber temporalmente un crecimiento exponencial en circunstancias especiales; por ejemplo, si se incrementa el suministro de alimentos o si se eliminan factores reguladores de la población, como depredadores o cazadores humanos. Por ejemplo, la población de grulla americana se ha incrementado exponencialmente desde que se decretó su protección de la caza y la perturbación humana en 1940 (FIGURA 25-5). También hay crecimiento exponencial cuando los individuos invaden un nuevo hábitat donde las condiciones son favorables y no hay mucha competencia, como un predio agrícola que se ara y luego se abandona, que ofrece un hábitat ideal para plantas oportunistas anuales y pastos perennes, cuyas poblaciones podrían incrementarse inicialmente de manera exponencial. Las **especies invasoras** muestran crecimiento poblacional explosivo, pues son organismos con alto potencial biótico que se introducen (deliberada o accidentalmente) en ecosistemas donde no se desarrollaban y donde encuentran poca resistencia ambiental. Por ejemplo, en 1935 la gente introdujo sapos de caña en Australia para controlar los escarabajos que estaban destruyendo la caña de azúcar. Los sapos de caña encontraron pocos depredadores y sus hembras ponen de 8000 a 35,000 huevecillos a la vez. Al expandirse más allá de su punto de liberación, ahora habitan un área de aproximadamente 777,000 kilómetros cuadrados y están migrando con rapidez hacia nuevos hábitat, amenazando así a las especies nativas tanto al comérselas como al desplazarlas. Esta población sigue creciendo exponencialmente.

Como veremos en la siguiente sección, todas las poblaciones que presentan crecimiento exponencial a la postre deben estabilizarse o decaer rápida y drásticamente, en un suceso que se conoce como "caída de la población".

La resistencia ambiental limita el crecimiento de las poblaciones

Imagina un plato de cultivo estéril donde los nutrimentos se reabastecen de manera constante y los residuos se eliminan. Si se le agregara un pequeño número de células epidérmicas vivas, éstas se irían al fondo y empezarían a reproducirse mediante división celular mitótica. Si todos los días contaras las células usando un microscopio y elaboraras una gráfica con esos números, en un momento tu gráfica se parecería a la curva en forma de J característica del crecimiento exponencial. No obstante, conforme las células empezaran a ocupar todo el espacio disponible en el plato, su índice de reproducción se haría más lento y al final caería a cero, lo cual haría que el tamaño de la población permaneciera constante.

El crecimiento logístico sucede cuando las poblaciones nuevas se estabilizan como resultado de la resistencia ambiental

Tu gráfica del número de células epidérmicas ahora se asemejará a la de la FIGURA 25-6a. Este patrón de crecimiento, que se conoce como **crecimiento demográfico logístico**, es característico de poblaciones que crecen hasta el número máximo que su ambiente puede mantener y, por lo tanto, estabilizar.

La curva que resulta cuando se grafica el crecimiento logístico en ocasiones se denomina **curva S** por su forma general. La fórmula matemática que produce una curva de crecimiento logístico consiste en la fórmula para el crecimiento exponencial ($C = cN$) multiplicada por un factor que impone límites a tal crecimiento. En el caso de las poblaciones reales, dichos límites son impuestos por el ambiente. La *fórmula logística* incluye una variable (K) que se describe como la *capacidad de carga o sostenimiento* del ecosistema. La **capacidad de carga o sostenimiento** (K) es el tamaño máximo de la población que puede sustentar un ecosistema durante un periodo específico sin que se dañe el ecosistema. La ecuación de la curva S para el crecimiento demográfico logístico es

$$C = cN[(K - N)/K]$$

Para comprender este nuevo multiplicador $[(K - N)/K]$, empecemos con $(K - N)$. Cuando restamos la población actual (N) de la capacidad de carga (K), obtenemos el número de individuos que pueden agregarse todavía a la población actual. Ahora bien, si dividimos este nuevo número entre K, obtenemos la fracción de la capacidad de carga que aún puede agregarse a la población actual, antes de que se detenga su crecimiento ($C = 0$). Como se observa, cuando N es muy pequeña, $(K - N)/K$ se aproxima a 1, y parece que la ecuación es como la del crecimiento exponencial. Esto produce la porción inicial de la curva S, la cual se parece a una curva J. No obstante, conforme N aumenta con el paso del tiempo, $K - N$ se aproximará a cero. El índice de crecimiento se hará más lento y la porción muy creciente de la curva J inicial empezará a estabilizarse. Cuando el tamaño de la población (N) es igual a la capacidad de carga (K), se termina el crecimiento demográfico ($C = 0$), como ocurre en la porción final de la curva S (figura 25-6a).

Aunque la matemática de la ecuación logística no permitirá esto, por su naturaleza, un incremento en N sobre K podría

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Ciclos en las poblaciones de presas y depredadores

Si suponemos que ciertas especies de presas sirven de alimento exclusivamente a un depredador específico, parecería lógico pensar que ambas poblaciones podrían presentar cambios cíclicos, donde los cambios en el tamaño de la población de depredadores se retrasan respecto a los cambios en el tamaño de la población de presas. Por ejemplo, una población grande de liebres proporcionaría alimento en abundancia a los linces y a sus crías, que en tal caso sobrevivirían en gran número. Una mayor población de linces comería más liebres, lo cual reduciría la población de éstas. Con menos presas, menos linces sobrevivirían y se reproducirían, de manera que la población de linces disminuiría poco tiempo después.

¿Se da efectivamente en la naturaleza este ciclo desfasado de poblaciones de depredadores y presas? Un ejemplo clásico de este tipo de ciclo se demostró utilizando el ingenioso método de contar todas las pieles de lince del norte de Canadá y de liebre americana adquiridas de los tramperos por la Hudson Bay Company entre 1845 y 1935. La disponibilidad de pieles (que supuestamente refleja el tamaño de las poblaciones) mostró ciclos de población sorprendentes y estrechamente ligados de estos depredadores y sus presas (**FIGURA E25-1**). Por desgracia, muchas variables no controladas pudieron haber influido en la relación entre los linces y las liebres. Por ejemplo, a veces las poblaciones de liebres fluctúan incluso sin la presencia de linces, posiblemente porque en ausencia de depredadores las liebres sobrepasan su capacidad de carga y reducen su abasto de alimento. Además, los linces no se alimentan exclusivamente de liebres, pues comen también otros mamíferos pequeños. Variables ambientales independientes de la densidad como los inviernos excepcionalmente crudos, por ejemplo, quizá también hayan tenido efectos adversos en ambas poblaciones y producido ciclos similares. Hace poco tiempo, unos investigadores pusieron a prueba con mayor rigor la relación liebre-depredador, cercando zonas de 1 kilómetro cuadrado del norte de Canadá. La población de liebres se incrementó por un factor de 2 cuando hubo mayor abasto de alimento, por un factor de 3 cuando se excluyeron los depredadores, y por un factor de 11 cuando se aumentó el alimento y se excluyeron los depredadores. Esto sugiere que tanto la disponibilidad de alimento como la depredación contribuyen con el ciclo natural de auge y decadencia en las liebres.

Con la finalidad de poner a prueba la hipótesis del ciclo de depredador y presa de una forma más controlada aún, los investigadores recurrieron a estudios de laboratorio sobre poblaciones de depredadores pequeños y sus presas. En el estudio que se ilustra en la **FIGURA E25-2** se incluyeron una avispa bracónida como depredador, y su presa el gorgojo del frijol. Se le proporcionó alimento abundante a los gorgojos, a las avispas no se les suministró algún otro alimento y las demás variables se mantuvieron cuidadosamente controladas. De conformidad con lo previsto, las dos poblaciones presentaron ciclos regulares, en los cuales la población de depredadores aumentaba y disminuía un poco más tarde, que la población de presas. Las avispas depositan sus huevecillos en las larvas del gorgojo, las cuales sirven de alimento a las avispas recién nacidas. Una población grande de gorgojos asegura un alto índice de supervivencia a las crías de avispa, de manera que aumenta la población del depredador. Después, bajo la intensa presión por el efecto del comportamiento depredador, la población del gorgojo disminuye bruscamente y se reduce la disponibilidad de alimento y, por consiguiente, el tamaño de la población de la siguiente generación de avispas. La menor abundancia de depredadores permite entonces que la población de gorgojos aumente con rapidez, y así sucesivamente.

Es muy poco probable que en la naturaleza se encuentre alguna vez un ejemplo tan claro, aunque es evidente que este tipo de interacción entre depredador y presa contribuye a las fluctuaciones que se observan en muchas poblaciones naturales.

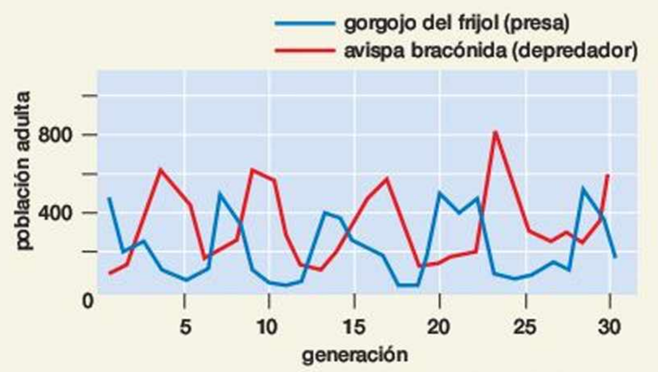


FIGURA E25-2 Ciclos experimentales de depredadores y presas
Fluctuaciones desfasadas de las poblaciones en laboratorio del gorgojo del frijol y de la avispa bracónida que es su depredador.

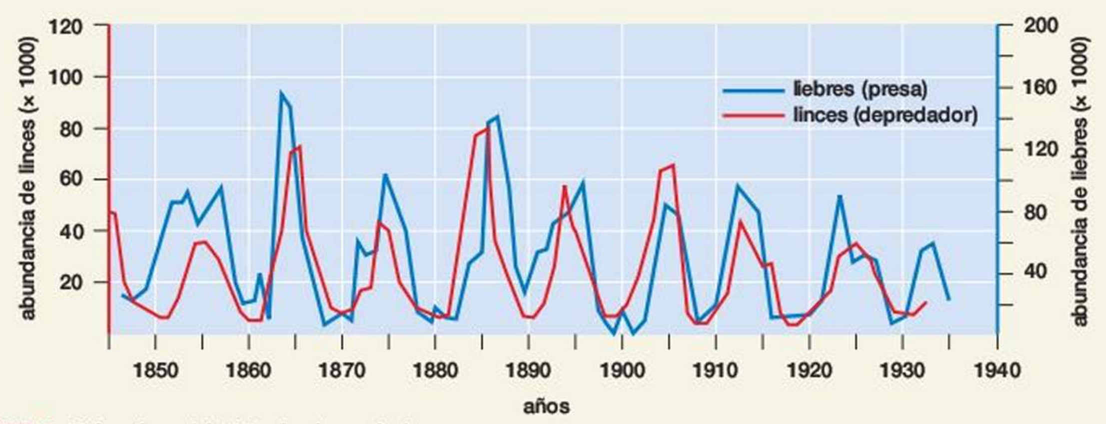
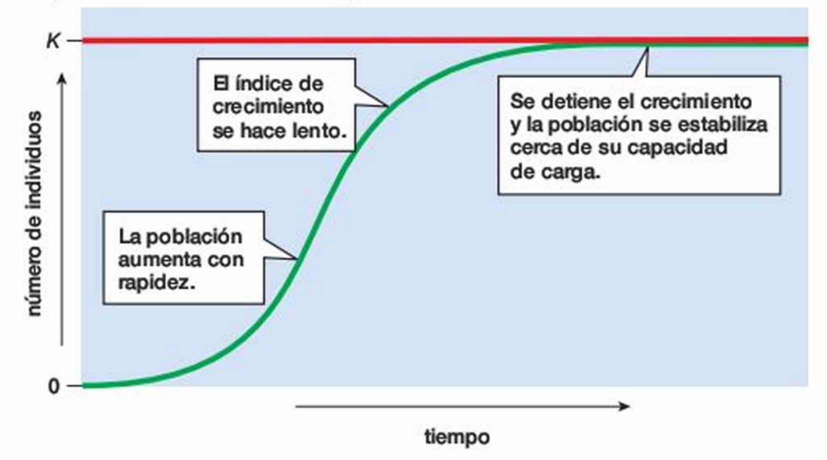


FIGURA E25-1 Ciclos de población de depredadores y presas
Aquí se han graficado las liebres americanas y los linces que se alimentan de ellas, sobre la base del número de pieles recibidas por la Hudson Bay Company.



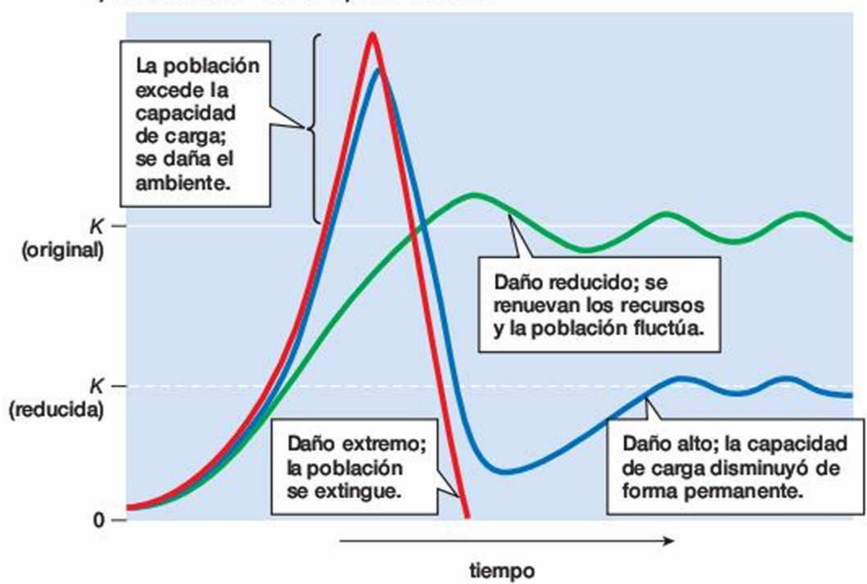


FIGURA 25-6 La curva S del crecimiento demográfico logístico
a) Durante el crecimiento logístico, la población permanecerá reducida por algún tiempo, y luego se expandirá cada vez más rápido. Después, el índice de crecimiento se vuelve más lento y al final el crecimiento se detiene en el punto de la capacidad de carga (*K*) o muy cerca de éste. ***b)*** El resultado es una curva con forma de "s suelta". En la naturaleza las poblaciones pueden sobrepasar la capacidad de carga (*K*), pero sólo durante un tiempo limitado. Se ilustran los tres resultados posibles.

mantenerse durante un corto tiempo. Esto, sin embargo, es riesgoso porque una población encima de *K* viviría a expensas de los recursos que no pueden renovarse tan rápido como se agotan. Es probable que un pequeño incremento sobre *K* vaya seguido por un decremento en *N*, hasta que los recursos se recuperen y se restaure el nivel original de *K*. No obstante, tal vez esto no haya ocurrido en la Isla de Pascua.

Si la población excede por mucho la capacidad de carga de su ambiente, las consecuencias son más drásticas porque la demanda excesiva diezma los recursos esenciales; esto puede reducir *K* permanente y drásticamente, originando así que la población disminuya a una fracción de su tamaño anterior o que desaparezca por completo (**FIGURA 25-6b**). Por ejemplo, el pastoreo excesivo por parte del ganado en algunos pastizales áridos occidentales redujo el área de pastizales y fomentó el crecimiento de salvia, que el ganado no puede comer. Una vez que se estableció, la salvia remplazó los pastos comestibles y redujo la capacidad de carga de la tierra en cuanto a ganado. El reno que se introduce a una isla sin depredadores grandes puede aumentar rápidamente su número antes de que la población se desplome y permanezca baja, como se muestra en la **FIGURA 25-7**. El paisaje árido que remplazó la exuberante selva de la Isla de Pascua es un ejemplo dramático de lo que sucedería si el exceso de población elimina los recursos fundamentales (como los árboles), reduciendo permanente y drásticamente la capacidad de la isla para mantener gente y condenando a muchas de sus poblaciones naturales a la extinción. Las islas son especialmente vulnerables a acontecimientos drásticos como ésos, en parte porque sus poblaciones son incapaces de emigrar. Sin embargo, considerando la expansión de la raza humana, la Tierra es una isla.

El crecimiento demográfico logístico ocurre de manera natural cuando una especie se desplaza hacia un nuevo hábitat, como lo documentó el ecologista John Connell con los percebes que contó cuando éstos colonizaron las regiones rocosas costeras (**FIGURA 25-8**). Inicialmente nuevos asentamientos encontraban condiciones ideales que permitían a su población crecer casi de manera exponencial. Sin embargo, conforme se incrementa la densidad poblacional, los individuos empiezan a competir, especialmente por espacio, energía y nutrimentos. Tales formas de resistencia ambiental pueden reducir el índice de reproducción y el periodo de vida promedio, como han demostrado las poblaciones de moscas de fruta en el laboratorio (**FIGURA 25-9**). También es posible que se incremente

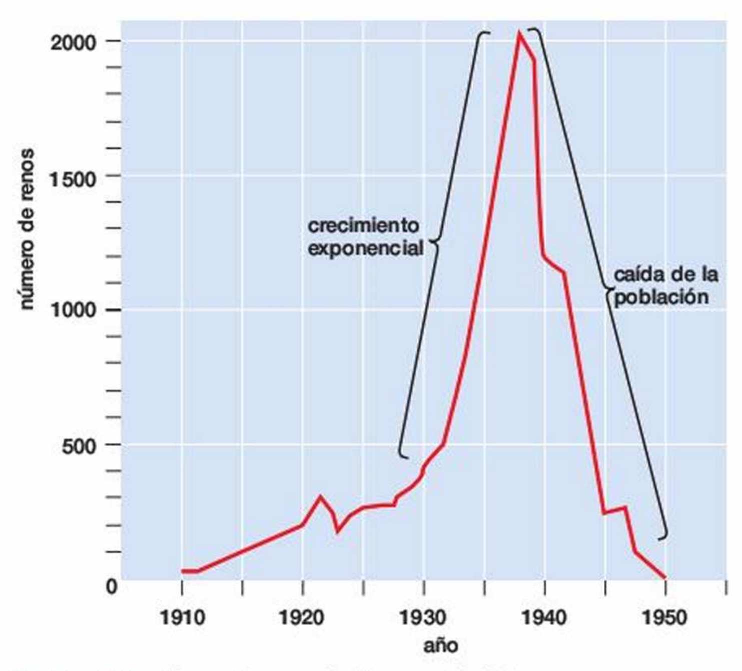




FIGURA 25-7 Efectos de exceder la capacidad de carga
Exceder la capacidad de carga puede dañar el ecosistema y reducir su capacidad para brindar sustento a la población. En 1911 se introdujeron 25 renos en una de las islas Pribilof (St. Paul) del mar de Bering cerca de Alaska. El alimento era abundante y los renos no encontraron depredadores en la isla. La manada creció exponencialmente (nota la forma de J inicial) hasta llegar a 2000 renos en 1936. En este punto, la pequeña isla sufría de pastoreo excesivo, el alimento escaseaba y la población disminuyó espectacularmente. Ya para 1950 sólo quedaban ocho renos con vida.

el índice de mortalidad de los descendientes. Conforme se incrementa la resistencia ambiental, el crecimiento demográfico se hace más lento y a la postre se detiene. Las condiciones naturales nunca son estables por completo, de manera que tanto *K* como el tamaño de la población tendrán cierta variación de un año a otro.

En la naturaleza, a la postre la resistencia ambiental mantiene las poblaciones en la capacidad de carga de su ambien-

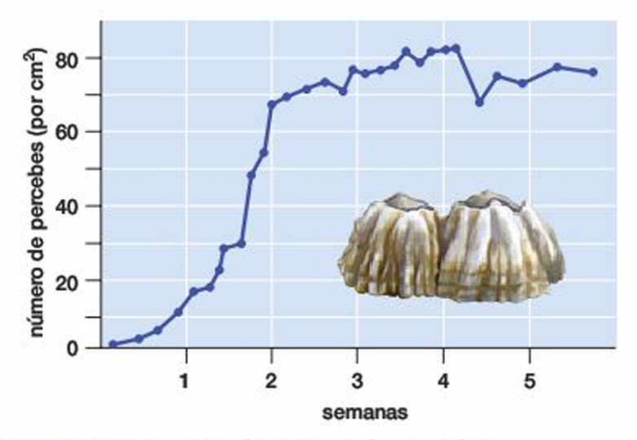


FIGURA 25-8 Una curva logística en la naturaleza
Los percebes son crustáceos cuyas larvas son transportadas por las corrientes oceánicas hacia las costas rocosas, donde se establecen y luego se adhieren de forma permanente a las rocas y crecen como adultos con forma de concha. En la roca desnuda, el número de larvas que se establecen produce una curva de crecimiento logístico cuando la competencia por el espacio limita su densidad poblacional. *Fuente*: Basada en datos de J. H. Connell, *Ecological Monographs* 31(1), 1961: 61-104.

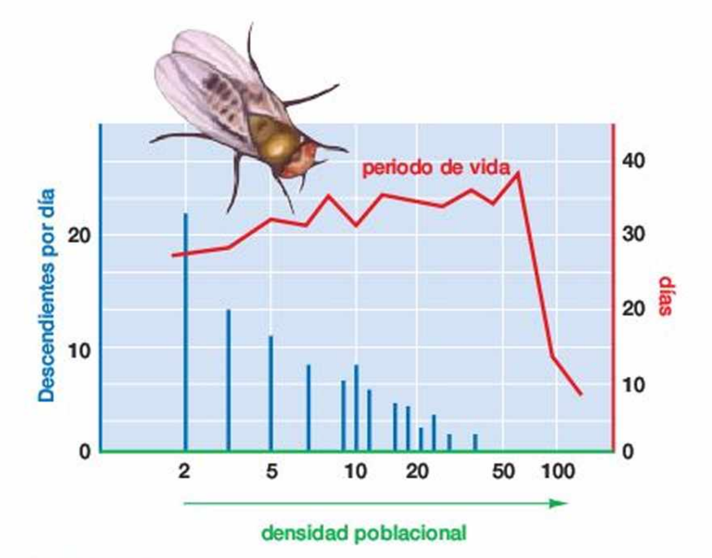


FIGURA 25-9 Resistencia ambiental dependiente de la densidad
En respuesta a la aglomeración, las poblaciones de mosca de la fruta en el laboratorio presentan una disminución tanto en el índice reproductivo como en el periodo de vida. En esta gráfica, la densidad poblacional (eje horizontal) aumenta de izquierda a derecha. Observa que el número de descendientes que se produce por día disminuye conforme se incrementa la densidad poblacional. El periodo de vida permanece relativamente constante hasta que la densidad poblacional alcanza un nivel crítico, ocasionando así que el periodo de vida se desplome drásticamente. *Fuente*: Basada en datos de R. Pearl, J. R. Miner y S. L. Parker, *American Naturalist* 61 (1927): 289-318.

te o por debajo de ella. Los factores como la resistencia ambiental se clasifican en dos grandes categorías. Los factores **independientes de la densidad** limitan el tamaño de población cualquiera que sea la densidad de población (número de individuos por unidad de área). Los factores **dependientes de la densidad** son más eficaces a medida que la densidad de población aumenta. Observa que los nutrimentos, la energía y el espacio (los principales determinantes de la capacidad de carga) son todos reguladores del tamaño de la población dependientes de la densidad. En los siguientes apartados examinaremos con mayor detenimiento estos factores y la manera en que regulan el crecimiento de las poblaciones.

Los factores independientes de la densidad limitan las poblaciones cualquiera que sea su densidad

Quizá el factor natural independiente de la densidad más importante sea el clima. Los sucesos naturales, como huracanes, sequías, inundaciones e incendios, tienen efectos profundos en las poblaciones locales, en especial sobre aquellas especies pequeñas y de vida corta, independientemente de la densidad de población. El tamaño de muchas poblaciones de insectos y de plantas anuales está limitado por el número de individuos que nacen antes de la primera helada severa. Por lo regular, las poblaciones de este tipo no alcanzan la capacidad de carga de su ambiente, porque los factores independientes de la densidad intervienen antes de que ello ocurra. El clima es el generador principal de los ciclos de población de auge y decadencia antes descritos, y también puede ocasionar variaciones significativas en las poblaciones naturales de un año a otro.

Los organismos que viven durante varios años han perfeccionado diversos mecanismos que compensan los cambios estacionales, para así burlar esta forma de regulación de la población independiente de la densidad. Por ejemplo, muchos mamíferos desarrollan pieles gruesas y almacenan grasa para el invierno; algunos también hibernan. Otros animales, entre ellos muchas aves, emigran a grandes distancias para encontrar alimento y un clima generoso. Muchos árboles y arbustos consiguen sobrevivir a los rigores del invierno entrando en un periodo de latencia, perdiendo sus hojas y reduciendo drásticamente sus actividades metabólicas.

También las actividades humanas limitan el crecimiento de las poblaciones naturales de formas que son independientes de la densidad de población. Los plaguicidas y contaminantes provocan formidables reducciones de las poblaciones naturales. Antes de que en Estados Unidos se prohibiera en la década de 1970, el plaguicida DDT redujo significativamente las poblaciones de aves depredadoras, como águilas americanas, águilas pescadoras y pelícanos. Diversos contaminantes continuaron dañando la vida salvaje, como veremos en el capítulo 27. La caza excesiva por parte de los seres humanos ha orillado a especies animales completas hacia la extinción, como por ejemplo la una vez abundante paloma del pasajero y la colorida cacatúa de Carolina.

La eficacia de los factores dependientes de la densidad aumenta conforme se incrementa la densidad de población

En el caso de las especies longevas, por mucho los elementos más importantes de resistencia ambiental son los factores dependientes de la densidad. Debido a que su eficacia aumenta a medida que la densidad de población crece, los factores dependientes de la densidad ejercen un efecto de retroalimentación negativa en el tamaño de las poblaciones. Los factores dependientes de la densidad incluyen las interacciones con la comunidad, como el comportamiento depredatorio y el parasitismo, así como la competencia dentro de la especie o con miembros de otras especies. Estos factores se analizan a continuación y en el capítulo 26.

Los depredadores a menudo ejercen controles sobre la abundancia de las presas

Tanto en el *comportamiento depredatorio* como en el *parasitismo,* un organismo se alimenta de otro y lo daña al hacerlo. Aunque la distinción no es lo suficientemente clara, comúnmente la conducta depredatoria sucede cuando un organismo, el **depredador**, mata a otro, su presa, para comérselo. Hay parasitismo cuando un organismo, el **parásito**, vive en otro, su **huésped** (habitualmente un organismo mucho más grande) y se alimenta del cuerpo de éste sin matarlo, o al menos no de inmediato. En tanto que los depredadores deben matar a su **presa** para alimentarse, a los parásitos les beneficia que su huésped continúe viviendo.

Son ejemplos de conducta depredatoria los lobos que colaboran para matar un alce (**FIGURA 25-10**) y la planta atrapamoscas que engulle un insecto. La conducta depredatoria se vuelve un factor cada vez más importante en la regulación de poblaciones a medida que las poblaciones de presas aumentan, porque muchos depredadores se alimentan de diversas presas, dando preferencia a las más abundantes y fáciles de encontrar. Los coyotes devorarán probablemente más ratones cuando la población de éstos sea grande; no obstante, optarán por comer más ardillas terrestres a medida que la población de ratones disminuya.

De esta forma los depredadores a menudo ejercen control de la población dependiente de la densidad sobre más de una población de presas. Los depredadores también aumentan al incrementarse el número de sus presas. Por ejemplo, los depredadores como la zorra del Ártico y el búho nival, que consumen lemmings en gran cantidad, regulan el número de sus



FIGURA 25-10 Los depredadores ayudan a regular las poblaciones de sus presas
Estos lobos grises, cazando en manada, atraparon un alce que probablemente había sido debilitado por la vejez o los parásitos.

crías en función de la abundancia de lemmings. El búho nival llega a tener hasta 13 polluelos cuando los lemmings abundan, pero no se reproduce durante los años en que éstos escasean. En ciertos casos, un incremento en el número de depredadores causaría una reducción brusca de la población de la presa, la cual a la vez daría como resultado una disminución en la población de depredadores. Este comportamiento origina **ciclos de población** desfasados, tanto de depredadores como de presas (véase la sección "Investigación científica: Ciclos en las poblaciones de presas y depredadores").

En ciertos casos, los depredadores mantienen a sus presas muy por debajo de la capacidad de carga. Un ejemplo espectacular de este fenómeno es el nopal de tuna, oriundo de América Latina e introducido en Australia. Por falta de depredadores naturales, el nopal creció exponencialmente y se propagó de forma incontrolable, destruyendo millones de hectáreas de pastizales y praderas valiosas. Finalmente, en la década de 1920 se importó de Argentina una palomilla del nopal (depredadora de su fruto, la tuna) y se dejó en libertad para que se alimentara de los cactos. En unos pocos años los nopales quedaron prácticamente eliminados. En la actualidad la palomilla continúa manteniendo su presa cactácea en densidades de población bastante reducidas, muy por debajo de la capacidad de carga del ecosistema.

Algunos depredadores contribuyen a mantener saludable a la población de sus presas seleccionando aquellas que son genéticamente débiles o que están adaptadas de manera inadecuada. Si la población de presas excede la capacidad de carga de su ambiente, quizás algunos individuos se debiliten por la falta de alimento o sean incapaces de encontrar un refugio apropiado. En tales casos la conducta depredatoria mantendría a la población de presas cercana a una densidad que pueda sostenerse con los recursos del ecosistema.

Los parásitos se extienden más rápidamente entre poblaciones densas

En contraste con los depredadores, los parásitos se alimentan de organismos más grandes, sus huéspedes, a menudo causándoles daño, aunque sin matarlos de inmediato o directamente. Son ejemplos de parásitos todos los organismos que producen enfermedades, como ciertas bacterias, hongos, lombrices intestinales, garrapatas y protistas como el parásito de la malaria. Los insectos que se alimentan de plantas sin matarlas también son parásitos, como la polilla gitana que se alimenta de los árboles. En su mayoría, los parásitos tienen una movilidad limitada y se propagan más fácilmente de un huésped a otro cuando su densidad de población es grande. Por ejemplo, las enfermedades de las plantas y las plagas de insectos se expanden sin dificultad en grandes terrenos cultivados densamente, y las enfermedades infantiles se propagan con rapidez en escuelas y guarderías infantiles. Los parásitos influyen en el tamaño de las poblaciones porque debilitan a sus huéspedes y los hacen más proclives a morir por otras causas, como condiciones climáticas inclementes. Los organismos debilitados por los parásitos también son menos capaces de combatir otras infecciones, huir de depredadores o reproducirse.

Los parásitos y los depredadores tienden a destruir las presas menos aptas y a permitir la reproducción de las presas mejor adaptadas. El resultado de esto es un equilibrio en el que se regula, pero no se elimina, la población de presas. El equilibrio de población de los ecosistemas se destruye cuando se introducen parásitos (o depredadores) en regiones donde las especies de presas locales no han tenido la oportunidad de crear defensas contra ellos. El virus de la viruela, transportado inadvertidamente por los viajeros europeos, causó estragos en la población nativa de Estados Unidos (incluyendo Hawai), Sudamérica y Australia. Traído desde Asia, el hongo que causa el chancro del castaño casi eliminó los castaños silvestres de los bosques estadounidenses. Las ratas y las mangostas que se introdujeron en Hawai han exterminado muchas de las poblaciones de aves nativas del archipiélago.

La competencia por los recursos contribuye a regular las poblaciones

Los recursos que determinan la capacidad de carga (espacio, energía y nutrimentos) suelen ser insuficientes para sostener a todos los organismos que los necesitan. La **competencia**, definida como la interacción entre individuos que intentan utilizar el mismo recurso limitado, restringe el tamaño de la población de un modo dependiente de la densidad. Existen dos formas principales de competencia: la **competencia interespecífica** (entre individuos de especies diferentes) y la **competencia intraespecífica** (entre individuos de la misma especie). Debido a que las necesidades de los miembros de una misma especie, en términos de agua y nutrimentos, refugio, lugares para reproducirse, luz y otros recursos son casi idénticas, la competencia intraespecífica es más intensa que la competencia interespecífica.

Los organismos han perfeccionado varias formas de hacer frente a la competencia intraespecífica. Algunos de ellos, como la mayoría de las plantas y muchos insectos, practican la **competencia por invasión**, que es una especie de batalla campal por obtener los recursos como trofeo. Por ejemplo, cada hembra de polilla gitana pone una cantidad de hasta 1000 huevecillos en los troncos de los árboles del este norteamericano. Cuando se depositan los huevecillos, ejércitos de orugas reptan por el árbol (FIGURA 25-11).



FIGURA 25-11 Competencia por invasión
Polillas gitanas se reúnen en el tronco de un árbol para depositar grandes cantidades de huevecillos, los cuales producen cientos de orugas (recuadro).

Enormes brotes de estas especies invasoras pueden dejar a los árboles grandes completamente sin hojas en unos cuantos días. En tales condiciones, la competencia por alimento podría ser tan grande que la mayoría de las orugas moriría antes de alcanzar la metamorfosis a polilla capaz de poner sus huevecillos. Las semillas de las plantas también pueden germinar en concentraciones densas. A medida que crecen, las plantas que germinan primero comienzan a dar sombra a las más pequeñas; las que tienen los sistemas de raíces más extensos absorben la mayor parte del agua y los individuos que germinan después suelen marchitarse y morir.

Muchos animales (e incluso algunas plantas) han perfeccionado la **competencia por concurso**, en la que se utilizan interacciones sociales o químicas para limitar el acceso a recursos importantes. Las especies territoriales —como los lobos, muchos peces, los conejos y las aves cantoras— defienden una área que contiene recursos importantes, como alimento o lugares para anidar, por ejemplo. Cuando la población comienza a exceder los recursos disponibles, sólo los individuos mejor adaptados consiguen defender los territorios que les brindan alimento y refugio. Los que carecen de territorio probablemente no se reproducirán (lo cual reducirá la población futura), y quizá no obtengan el alimento ni el refugio adecuados, y se vuelvan presas fáciles.

A medida que aumentan las densidades de población y se intensifica la competencia, ciertos animales reaccionan emigrando: en gran número abandonan sus hogares para colonizar nuevas regiones y muchos de ellos, algunas veces la mayoría, mueren en el trayecto. Por ejemplo, los movimientos en masa de lemmings al parecer son una respuesta al hacinamiento. Los enjambres de langostas en migración asolan el continente africano, pues acaban con toda la vegetación a su paso (FIGURA 25-12).

Los factores independientes de la densidad y los dependientes de la densidad interactúan para regular el tamaño de la población

El tamaño de una población en un momento específico es el resultado de interacciones complejas entre formas de resistencia ambiental tanto dependientes como independientes de la densidad. Por ejemplo, un pinar debilitado por la sequía (un factor independiente de la densidad) puede ser más fácilmente víctima del escarabajo de la corteza del pino (un parásito dependiente de la densidad). Asimismo, un caribú debilitado por el hambre (dependiente de la densidad) y atacado por los parásitos (dependientes de la densidad) tiene más probabilidades de morir durante un invierno excepcionalmente frío (un factor independiente de la densidad). Las demandas de las poblaciones humanas cada vez mayores están disminuyendo las capacidades de carga que muchos ecosistemas tienen para sus poblaciones animales y vegetales, lo cual reduce de forma drástica el tamaño de sus poblaciones. Al devastar las praderas y los perros que en ella habitan para construir centros comerciales, o al destruir selvas tropicales para usarlas en la agricultura, sus poblaciones se reducen en una forma independiente de la densidad; sin embargo, el resultado final es una menor capacidad de carga en el ambiente, lo cual a la vez ejerce límites dependientes de la densidad sobre el futuro tamaño de las poblaciones.



FIGURA 25-12 Emigración
En respuesta a la sobrepoblación y a la escasez de alimento, las langostas emigran en enjambres y devoran toda la vegetación a su paso. PREGUNTA: ¿Qué beneficios tiene la emigración masiva para animales como las langostas o los lemmings? ¿Encuentras alguna similitud con la emigración humana?

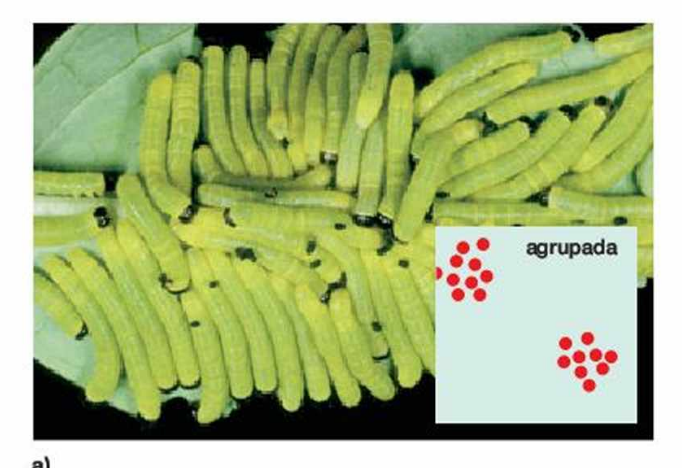
25.3 ¿CÓMO SE DISTRIBUYEN LAS POBLACIONES EN EL ESPACIO Y EN EL TIEMPO?

Las poblaciones presentan diferentes distribuciones espaciales

La modalidad espacial de dispersión de los miembros de una población en una área determinada es la *distribución* de esa población. La distribución puede variar con el paso del tiempo, por ejemplo, cuando cambia con la temporada de apareamiento. Los ecologistas reconocen tres tipos principales de distribución espacial: *agrupada*, *uniforme* y *aleatoria* (FIGURA 25-13).

Hay muchas poblaciones cuyos miembros viven en grupos y cuya distribución puede describirse como **agrupada** (figura 25-13a). Algunos ejemplos son los agrupamientos familiares o sociales, como las manadas de elefantes, lobos o leones; las parvadas de aves; y los cardúmenes de peces. ¿Qué ventajas ofrece tal agrupación? Las parvadas cuentan con muchos ojos capaces de buscar alimento localizado, como un árbol lleno de frutos o un lago con peces. Los peces en cardúmenes y las aves en parvadas crean confusión en los depredadores, simplemente gracias a su número. Asimismo, grupos de depredadores pueden cooperar mutuamente para cazar con mayor eficiencia. Algunas especies forman grupos temporales para aparearse y cuidar de sus crías. Otras poblaciones vegetales o animales se agrupan, no por razones sociales, sino porque los recursos están localizados. Los álamos americanos, por ejemplo, se agrupan a lo largo de los arroyos y ríos de las praderas.

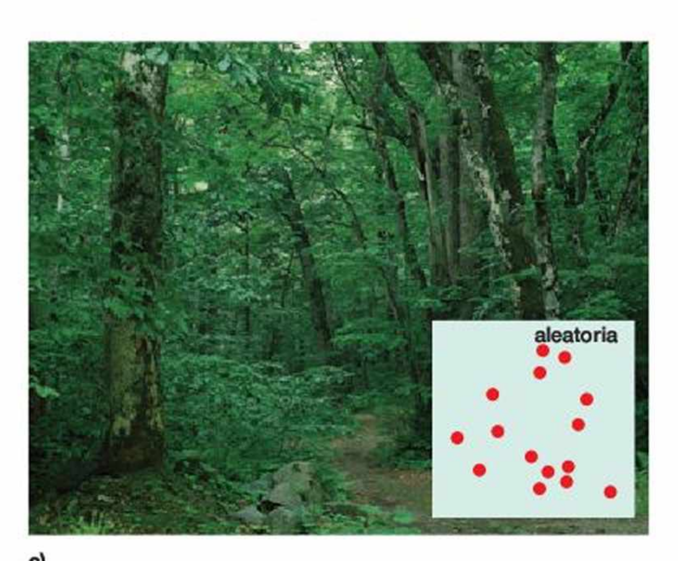
Los organismos con una **distribución uniforme** conservan una distancia relativamente constante entre individuos. Este tipo de distribución es más común entre los animales que defienden territorios y presentan comportamientos territoriales destinados a proteger recursos escasos. Las iguanas macho de las Galápagos establecen territorios de cría regularmente espaciados. En el caso de los animales que permanecen juntos para criar a sus descendientes, el espacio de separación suele referirse a las parejas, no a los individuos. Otras especies territoriales, como el cárabo (autillo), se aparean de por vida y ocupan de forma permanente territorios bien definidos y espaciados de modo relativamente uniforme. Ciertas plantas, como la salvia, por ejemplo, depositan en el suelo a su alrededor sustancias químicas que inhiben la germinación de otras



a)

uniforme

b)



c)

FIGURA 25-13 Distribuciones de población
a) Agrupada: una reunión de orugas. ***b)*** Uniforme: arbustos de gobernadora en el desierto. ***c)*** Aleatoria: árboles y plantas en una selva tropical.

plantas y, de esta manera, se distribuyen con una separación relativamente uniforme (figura 25-13b). Una distribución uniforme contribuye a asegurar la disponibilidad de recursos adecuados para cada individuo.

Los organismos con una **distribución aleatoria** son relativamente poco frecuentes. Estos individuos no forman grupos sociales. Los recursos que necesitan están disponibles más o menos por igual en toda la región que habitan, cuyos recursos no son lo suficientemente escasos para ameritar la separación territorial. Los árboles y otras plantas de las selvas tropicales tienen una distribución aproximadamente aleatoria (figura 25-13c). Probablemente ninguna especie de vertebrados mantiene una distribución aleatoria durante todo el año, porque todas deben reproducirse y este comportamiento hace inevitable la interacción social.

Las poblaciones presentan tres modalidades básicas de supervivencia

Las poblaciones presentan modalidades características de fallecimiento o, en términos más optimistas, de supervivencia a edades diferentes. Algunas producen números grandes de descendientes, la mayoría de los cuales comúnmente muere antes de alcanzar la edad reproductiva. Otras tienen pocos descendientes, a quienes se les da bastante más recursos y a menudo sobreviven para reproducirse. Para determinar el patrón de supervivencia, los investigadores crearon la *tabla de vida* (**FIGURA 25-14a**). Las **tablas de vida** dan seguimiento de por vida a grupos de organismos que nacen al mismo tiempo, y registran cuántos sobreviven en cada año sucesivo (u otra unidad de tiempo). Al graficar tales resultados se muestran las **curvas de supervivencia** características de la especie en cuestión del ambiente específico de donde se recaban los datos. En la **FIGURA 25-14b** se muestran tres tipos de curva de supervivencia, que pueden describirse como de "pérdida tardía", "pérdida constante" y "pérdida temprana", según la parte del ciclo de vida en que ocurra el mayor número de fallecimientos. Las curvas de supervivencia reflejan el número de descendientes producido, así como la cantidad del cuidado y la protección de sus progenitores que reciben los descendientes.

Las poblaciones con *pérdida tardía* producen curvas de supervivencia de forma convexa. Estas poblaciones tienen índices de mortalidad infantil relativamente bajos, y la mayoría de los individuos sobrevive hasta una edad avanzada. Las curvas de supervivencia de pérdida tardía son características de los seres humanos y de muchos otros animales grandes y longevos, como el elefante y los corderos de la montaña. Estas especies tienen relativamente pocas crías, de cuya protección inicial se encargan sus progenitores.

Las poblaciones con curvas de supervivencia de *pérdida constante* tienen un índice de mortalidad relativamente constante; sus gráficas de supervivencia dan líneas más o menos rectas. En estas poblaciones, los individuos tienen la misma probabilidad de morir en cualquier momento de su vida. Este fenómeno se observa en algunas aves como la gaviota y el petirrojo americano, y en las poblaciones de laboratorio de organismos que se reproducen asexualmente, como las hidras y las bacterias.

La supervivencia con *pérdida temprana* genera una curva *cóncava*, y es característica de los organismos que tienen un gran número de crías. Estas crías reciben poca atención de sus progenitores, quienes las dejan en gran medida libradas a su

a) Número de sobrevivientes por edad por cada 100,000 nacidos vivos: Estados Unidos, 2002

Edad	Total	Hombres	Mujeres
0	100,000	100,000	100,000
10	99,105	99,014	99,199
20	98,672	98,436	98,922
30	97,740	97,091	98,424
40	96,419	95,381	97,500
50	93,563	91,809	95,364
60	87,711	84,637	90,826
70	75,335	70,087	80,556
80	52,178	44,370	59,621
90	20,052	13,925	25,411
100	2,095	1,005	2,954

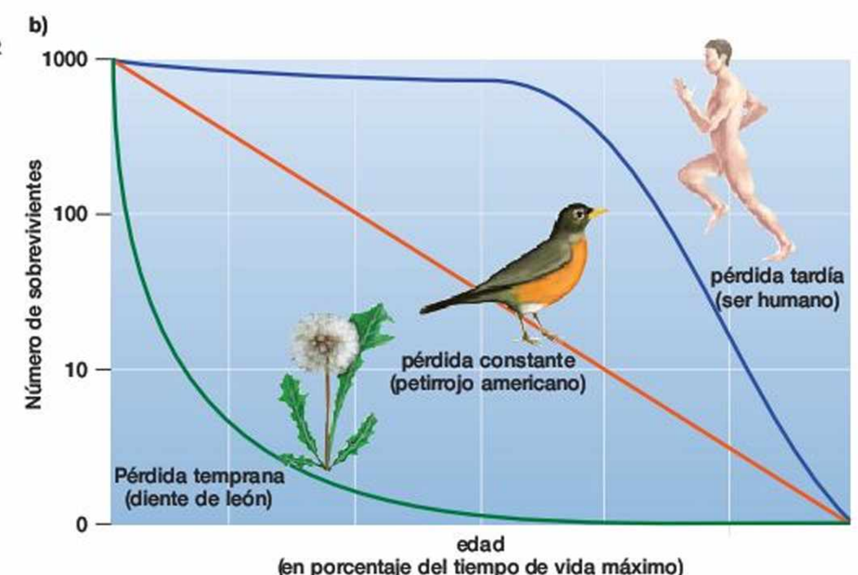


FIGURA 25-14 Tablas de vida y curvas de supervivencia
a) Una tabla de vida de residentes estadounidenses en 2002. Al graficar estos datos se produce la curva de supervivencia humana que se muestra en *b*). ***b)*** Se muestran los tres tipos de curvas de supervivencia. A causa de las diferencias en el tiempo de vida de estos organismos, se utilizan los porcentajes de sobrevivientes (en vez de las edades). (*Fuente*: National Vital Statistics Reports, vol. 53, núm. 6, 10 de noviembre de 2004).

suerte. Inicialmente muchas enfrentan una ardua competencia por los recursos. El índice de mortalidad es muy elevado entre las crías, pero las que alcanzan la edad adulta tienen buenas posibilidades de sobrevivir hasta una edad avanzada. Casi todos los invertebrados, casi todas las plantas y muchos peces presentan este tipo de curvas de supervivencia de pérdida temprana. Incluso algunos mamíferos tienen curvas de supervivencia de pérdida temprana; en algunas poblaciones de ciervo de cola negra, el 75 por ciento de la población muere en el transcurso del primer décimo de su vida media.

25.4 ¿CÓMO ESTÁ CAMBIANDO LA POBLACIÓN HUMANA?

Los demógrafos estudian los cambios en la población humana

La **demografía** es el estudio del cambio en la población humana. Usando tablas de vida complejas, los *demógrafos* miden las poblaciones humanas en diferentes países y regiones del mundo, siguiendo los cambios poblacionales y realizando comparaciones entre las naciones en desarrollo y las altamente desarrolladas. Examinan los índices de natalidad y de mortalidad por raza, sexo, nivel académico y estatus socioeconómico, tanto al interior de los países como entre éstos. Los demógrafos no sólo estudian las tendencias pasadas y actuales, sino que intentan explicar tales cambios, evaluar su influencia y realizar predicciones para el futuro. Los datos recabados por los demógrafos son útiles para formular políticas en áreas como sanidad pública, vivienda, educación, empleo, migración y protección ambiental.

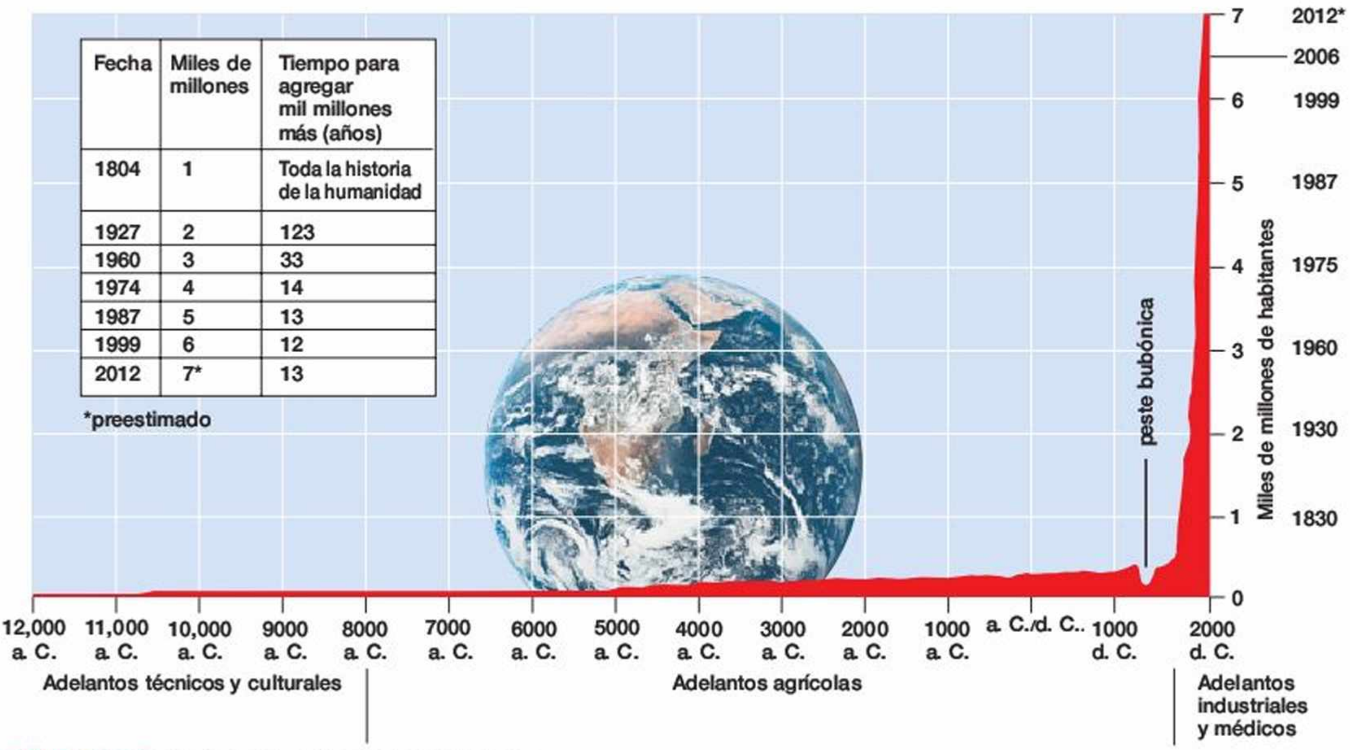
La población humana continúa creciendo rápidamente

Compara la gráfica de crecimiento de la población humana de la **FIGURA 25-15** con las curvas de crecimiento exponencial de la figura 25-1. Los intervalos de tiempo son diferentes; pero ambas tienen la forma de J que es característica del crecimiento exponencial. Se requirió más de un millón de años para que la población humana alcanzara la cifra de mil millones. En el recuadro de la figura 25-15, observa que el tiempo se reduce para incorporar a millones de personas; se estima que el 6 por ciento de los seres humanos que han vivido en la Tierra están vivos en la actualidad. Sin embargo, también advierte que se han agregado miles de millones a una tasa relativamente constante desde la década de 1970. Esto sugiere que, aunque la población humana crece rápidamente, quizá ya no lo haga exponencialmente. ¿Los seres humanos están empezando a entrar a la parte final de la curva de crecimiento en forma de J que se muestra en la figura 25-6 y que a la postre llegará a estabilizarse? Sólo el tiempo lo dirá. No obstante, la población humana sobre la Tierra (que actualmente supera los 6500 millones) ahora crece aproximadamente de 75 a 80 millones cada año: ¡diariamente se incorporan más de 203,000 personas y semanalmente casi 1,500,000! ¿Por qué la resistencia ambiental no ha detenido nuestro crecimiento continuo? ¿Cuál es la capacidad de carga de seres humanos del planeta? Exploraremos esta cuestión más delante en la sección "Guardián de la Tierra: Hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra?".

Al igual que todas las poblaciones, los seres humanos enfrentamos resistencia ambiental; pero, a diferencia de las demás, hemos respondido a dicha resistencia ideando formas para vencerla. En consecuencia, la población humana ha crecido durante un lapso sin precedentes. Para dar cabida a nuestro creciente número hemos alterado la faz del planeta. El crecimiento de la población humana ha sido estimulado por una serie de "revoluciones", que conquistaron diversos aspectos de la resistencia ambiental y aumentaron la capacidad de la Tierra para el sostenimiento de personas.

Los adelantos tecnológicos han incrementado la capacidad de carga de seres humanos en la Tierra

Los pueblos primitivos generaron una *revolución cultural y técnica* cuando descubrieron el fuego, inventaron herramientas y armas, construyeron refugios y elaboraron ropa protectora. Las herramientas y armas aumentaron la eficacia de la caza y el abasto de alimento; los refugios y la ropa expandieron las regiones habitables del planeta.



Fecha	Miles de millones	Tiempo para agregar mil millones más (años)
1804	1	Toda la historia de la humanidad
1927	2	123
1960	3	33
1974	4	14
1987	5	13
1999	6	12
2012	7*	13

*preestimado

FIGURA 25-15 Crecimiento de la población humana
Desde la Edad de Piedra hasta nuestros días, la población humana ha presentado un crecimiento exponencial continuo, conforme diferentes avances vencieron la resistencia ambiental. Advierte la baja en el siglo XIV debida a la peste bubónica. Observa también los intervalos de tiempo en los que se agregan miles de millones más. (Fotografía) La Tierra es una isla de vida en un océano de vacío; su espacio y sus recursos son limitados. PREGUNTA: La población humana continúa creciendo rápidamente, pero la evidencia sugiere que ya excedimos la capacidad de carga de laTierra a los niveles actuales de la tecnología. ¿Cómo crees que se verá esta curva al llegar al año 2500?¿Y al 3000? Explica.

Los cultivos y los animales domesticados tomaron el lugar de la caza y la recolección alrededor del año 8000 a.C. Esta *revolución agrícola* permitió a la gente disponer de un abasto de alimento mayor y más confiable, y aumentó aún más la capacidad de carga de seres humanos que tenía la Tierra. La mayor disponibilidad de alimento dio como resultado un tiempo de vida más largo y más años de maternidad; sin embargo, todavía un alto índice de mortalidad por enfermedades restringía a la población.

El crecimiento de la población humana prosiguió con lentitud durante miles de años, hasta que se inició la *revolución industrial y médica en* Inglaterra a mediados del siglo XVIII, la cual se propagó al resto de Europa y Norteamérica en el siglo XIX. Los adelantos en medicina hicieron disminuir espectacularmente el índice de mortalidad al reducir la resistencia ambiental ocasionada por las enfermedades. Entre tales adelantos está el descubrimiento de las bacterias y de su papel en las infecciones, lo cual dio origen a la lucha contra las enfermedades bacterianas mediante prácticas sanitarias mejoradas y el uso de antibióticos. Otro adelanto fue el descubrimiento de los virus, a partir del cual se perfeccionaron vacunas para enfermedades como la viruela.

En la actualidad las naciones del mundo se clasifican como *desarrolladas* o en *desarrollo*. La gente que vive en países desarrollados —como Estados Unidos, Canadá, Europa Occidental, Australia, Nueva Zelanda y Japón— se benefician de estándares de vida relativamente altos, con acceso a la tecnología moderna y a la atención médica, incluyendo la anticoncepción. Además, aquí los ingresos son relativamente elevados; las oportunidades de empleo y de educación están disponibles para ambos géneros; y los índices de mortalidad por enfermedades infecciosas son relativamente bajos. Sin embargo, menos del 20 por ciento de los habitantes del planeta viven en naciones desarrolladas. La mayoría de la gente en los países en desarrollo (Centro y Sudamérica, y gran parte de Asia y África) carecen de muchas de tales ventajas.

La transición demográfica ayuda a estabilizar a las poblaciones

En los países desarrollados, la revolución industrial y médica originó un crecimiento inicial de la población debido a la disminución de los índices de mortalidad, los cuales van seguidos por una disminución en los índices de natalidad, dando como resultado una población relativamente estable. Esta cambiante

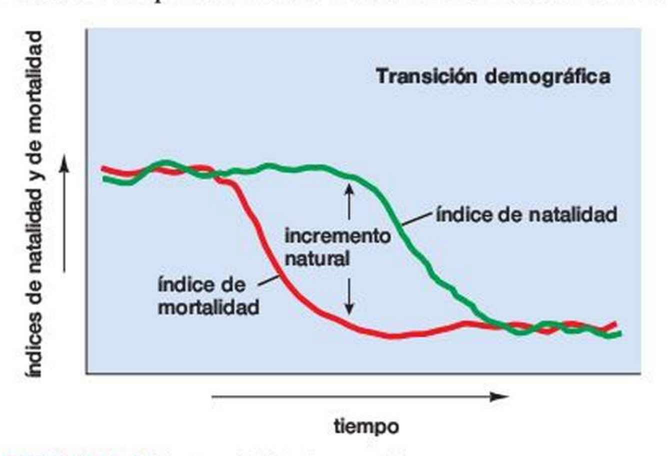


FIGURA 25-16 La transición demográfica

GUARDIÁN DE LA TIERRA ¿Hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra?

En Costa de Marfil, un pequeño país de la costa occidental de África, el gobierno libra una batalla para proteger parte de su selva tropical cada vez más reducida, contra miles de cazadores, agricultores y leñadores ilegales. Los funcionarios prenden fuego a las viviendas de los moradores ilegales, quienes de inmediato regresan y las reconstruyen. Un residente ilegal es Sep Djekoule, quien explica: "Tengo diez hijos y necesitamos comer. En la selva es donde puedo sostener a mi familia y todos tenemos ese derecho". Sus palabras ilustran el conflicto entre el crecimiento demográfico y la protección ambiental, entre el "derecho" a tener más hijos y la capacidad de mantenerlos usando los recursos limitados de la Tierra. Una moderada proyección de la Organización de las Naciones Unidas es que la población humana llegará a 9000 millones para el año 2150 y que todavía seguirá en aumento. ¿Cuántos habitantes puede sostener nuestro planeta?

Los ecologistas coinciden en que el concepto de capacidad de carga se vuelve confuso para la gente, porque las personas utilizan tecnología para vencer la resistencia ambiental y así incrementar la disponibilidad de alimento, curar enfermedades y prolongar la vida. Además, desde la época en que los seres humanos vivían en cavernas, nuestras constantes y crecientes expectativas de comodidad y movilidad han reducido la capacidad de la Tierra para sostenernos. Podemos y debemos emplear tecnología para reducir nuestra influencia destructora, por ejemplo, mejorando las prácticas agrícolas, conservando la energía y el agua, reduciendo los contaminantes, y reciclando mucho más papel, plástico y metal. Sin embargo, nuestra capacidad de reproducción excede con mucho nuestras posibilidades de incrementar la capacidad de la Tierra para sostenernos.

Un grupo de científicos grande de todas partes del mundo está participando en un proyecto continuo para evaluar el impacto de los seres humanos sobre los ecosistemas mundiales. Están comparando la demanda de recursos de la población humana mundial con la capacidad de los ecosistemas del mundo para abastecer tales recursos, que incluyen tierras agrícolas, peces y otros alimentos salvajes, madera, espacio y energía. Los investigadores estiman la cantidad de espacio biológicamente productivo o *biocapacidad* necesaria para absorber el dióxido de carbono generado por el uso de fuentes de energía y para satisfacer las demandas de recursos de una persona promedio a los niveles actuales de tecnología. Denominan esta área **huella ecológica**. Su estimación más reciente (con base en datos de 2002) fue que la Tierra tenía 1.8 hectáreas disponibles por cada uno de sus 6200 millones de seres humanos. No obstante, la huella ecológica en promedio era de 2.2 hectáreas. Esto sugiere que incluso en 2002, cuando nuestro planeta soportaba más de 300 millones de personas menos que las más de 6500 millones actuales, la huella colectiva de la humanidad excedía la biocapacidad en cerca de 20 por ciento. Inquietantemente tales estimaciones suelen ser conservadoras: no toman en cuenta el agotamiento de las reservas subterráneas de agua dulce ni la necesidad de dejar porciones considerables de la biosfera intactas para brindar un hábitat a las especies silvestres.

Una población que excede la capacidad de carga daña al ecosistema y reduce su capacidad para sostenerla. En los siguientes párrafos, veremos cómo la humanidad está agotando la fuente de recursos del planeta y reduciendo su capacidad para mantenernos.

Cada año, el pastoreo excesivo y la deforestación reducen la productividad de la tierra, especialmente en los países en desarrollo. En un mundo donde, según estimaciones de Naciones Unidas, más de 850 millones de personas padecen desnutrición crónica, una porción significativa de las tierras agrícolas del mundo sufren una erosión que reduce su fertilidad tanto para los cultivos como para el pastoreo (**FIGURA E25-3**). La búsqueda de más terrenos agrícolas origina deforestación e intentos por cultivar tierras poco idóneas para la agricultura. La demanda de madera también ocasiona que cada año grandes áreas se deforesten, fomentando la escorrentía de la tan preciada agua

---

dinámica poblacional en la que la población tiene un crecimiento rápido y luego regresa a la estabilidad (aunque mucho más grande), se denomina **transición demográfica** (**FIGURA 25-16**).

Esta disminución en los índices de natalidad que concluye con la transición demográfica es atribuible a muchos factores, entre ellos una mejor educación, mayor disponibilidad de anticonceptivos, un cambio hacia una vida principalmente urbana (donde procrear ofrece menos ventajas que en las zonas agrícolas) y más opciones profesionales para la mujer. En la mayoría de los países desarrollados ya se dio la transición demográfica y las poblaciones son más o menos estables. Las poblaciones se estabilizan cuando los adultos en edad reproductiva han tenido suficientes descendientes para remplazarse a sí mismos, una situación que se conoce como **fertilidad en el nivel de reposición** (RLF). Como no todos los niños sobreviven hasta la madurez, la RLF es ligeramente mayor que 2 (2.1).

El crecimiento demográfico se distribuye de manera desigual

En los países en desarrollo, como en gran parte de Centro y Sudamérica, Asia (sin incluir a China ni a Japón) y África (excluyendo a aquellos devastados por la epidemia del SIDA), los adelantos en medicina han reducido los índices de mortalidad y alargado el tiempo de vida; no obstante, los índices de natalidad continúan siendo altos. Estos países están en diferentes etapas de la transición demográfica. Aunque China es un país en desarrollo, su gobierno reconoció los impactos negativos del crecimiento demográfico continuo e instauró reformas sociales que han llevado a los índices de natalidad a niveles por debajo de la RLF. En otras naciones en desarrollo, a veces los hijos son el único sostén de los padres ancianos, son una fuente importante de mano de obra (en especial en las granjas, aunque también en las fábricas) y pueden ser fuente de prestigio social. En algunos países las creencias religiosas promueven las familias numerosas y favorecen los altos índices de natalidad. Además, muchas mujeres que buscan limitar el tamaño de su familia carecen de acceso a los anticonceptivos. En Nigeria, el país más poblado de África, sólo el 8 por ciento de las mujeres usan métodos anticonceptivos modernos y la mujer promedio tiene seis hijos. Nigeria padece ya la pérdida de sus bosques y vida silvestre, la erosión del suelo y la contaminación del agua. De sus más de 134 millones de habitantes, el 43 por ciento son menores de los 15 años de edad, de manera que es indudable que el crecimiento demográfico continuará.

El crecimiento demográfico es mayor en los países que menos pueden solventarlo. Esto origina un tipo de círculo vicioso: conforme más personas comparten los mismos recursos limitados, se incrementa la pobreza, la cual desvía a los niños

dulce, la erosión de la valiosa capa arable, la contaminación de los ríos y una disminución general en la capacidad de la tierra para futuros cultivos o bosques. La demanda de madera, alimento y recientemente *biocombustibles* (cultivos como la semilla de soya para usar como combustible) cada año contribuye a la destrucción de millones de hectáreas de selva tropical, y a la extinción de especies en una escala sin precedentes (véase el capítulo 30). A nivel mundial la cantidad de tierras de cultivo por persona ha disminuido a casi la mitad en los últimos 50 años.

En muchos países en desarrollo, incluyendo a la India y a China (cada uno hogar de más de mil millones de seres humanos), el suministro de agua potable es escaso. En esos países los *mantos acuíferos* para irrigar los cultivos se están agotando rápidamente. Como las tierras irrigadas abastecen cerca del 40 por ciento de los cultivos de consumo humano, la futura escasez de agua rápidamente podría conducir a una escasez de alimentos.

La recolección mundial de peces alcanzó un máximo a finales de la década de 1980 y ha estado disminuyendo gradualmente desde entonces, pese a la mayor inversión en equipo de pesca, a la tecnología mejorada para la detección de cardúmenes y a la cada vez más frecuente cría de varios tipos de peces. Cerca del 70 por ciento de las poblaciones oceánicas de peces comerciales han sido explotadas hasta el límite o en exceso, y muchas pesquerías anteriormente abundantes, como la del bacalao de Nueva Inglaterra, Canadá y el Mar del Norte, dramáticamente se han venido abajo debido a la captura excesiva.

Éstos son indicios claros de que nuestra población actual, en su nivel tecnológico existente, está "pastoreando en exceso" el ecosistema mundial. Conforme más de 5200 millones de personas en los países de menor desarrollo se esfuerzan por mejorar sus estándares de vida, se acelera el daño al ecosistema de nuestro planeta. Al estimar cuántos habitantes puede —o debe— sostener la Tierra, debemos tener en cuenta que los seres humanos buscan algo más en la vida que simplemente permanecer vivos. El estándar de vida en los países altamente desarrollados ya es un lujo inalcanzable para la mayoría de los habitantes del mundo.



FIGURA E25-3 La deforestación conduce a la pérdida de tierras productivas
Las actividades humanas, entre ellas el pastoreo excesivo de ganado, la deforestación y las prácticas agrícolas deficientes, reducen la productividad de las tierras. (Recuadro) Una población humana en expansión, aunada a la pérdida de tierras productivas, puede originar tragedias.

Inevitablemente la población humana cesará de crecer. Ya sea que voluntariamente reduzcamos nuestros índices de natalidad o que varias fuerzas de resistencia ambiental, como las enfermedades y el hambre, hagan aumentar terriblemente los índices de mortalidad humana; la elección está en nuestras manos. La esperanza para el futuro reside en reconocer los indicios del "pastoreo humano excesivo" y en actuar para reducir nuestra población antes de que hayamos diezmado nuestra biodiversidad y dañado irremediablemente la biosfera.

de la escuela hacia otras actividades para ayudar a sostener a sus familias. La falta de educación y de acceso a los anticonceptivos, entonces, contribuye a mantener altos los índices de natalidad. De los más de 6500 millones de habitantes con que actualmente cuenta la Tierra, cerca de 5200 millones residen en países en desarrollo. Afortunadamente, los índices de natalidad en algunos países en desarrollo están empezando a disminuir y a acercarse a la RLF, gracias a las medidas que están tomando sus gobiernos para fomentar las familias pequeñas y el uso de anticonceptivos. Por desgracia, en un futuro cercano las posibilidades de que la población se estabilice —con *crecimiento demográfico cero*— son nulas. La Organización de las Naciones Unidas predice que para el año 2050 habrá casi 9000 millones de habitantes y continuará creciendo (aunque de forma mucho más lenta que en la actualidad), y 7800 millones de los cuales vivirán en los países en desarrollo (**FIGURA 25-17**).

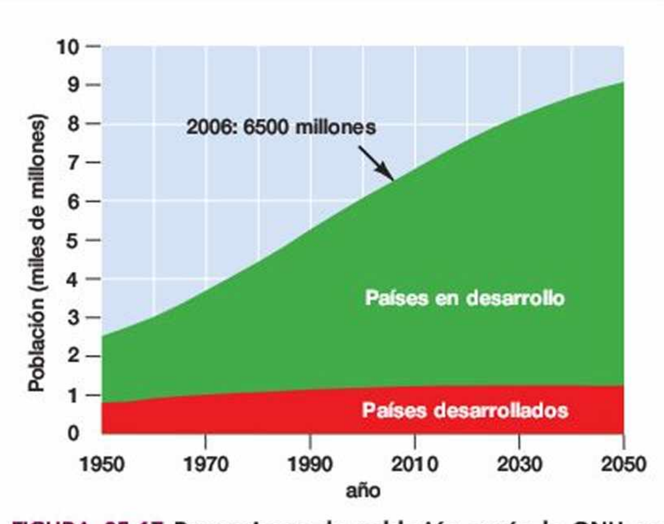


FIGURA 25-17 Proyecciones de población según la ONU en países en desarrollo en comparación con países desarrollados

La estructura de edades actual de una población predice su crecimiento futuro

La recopilación de datos por parte de los demógrafos permite determinar la **estructura de edades** de las poblaciones humanas. Los diagramas de la estructura de edades muestran a grupos de edad en el eje vertical, en tanto que los números (o porcentajes) de individuos en cada grupo de edad se presentan en el eje horizontal, graficando a los hombres y las mujeres en lados opuestos. Todos los diagramas de estructura de edades se elevan hasta un máximo en la parte superior, lo cual refleja el periodo de vida humana máximo; sin embargo, la

forma del resto del diagrama muestra si la población se expande, es estable o disminuye. Si los adultos en edad reproductiva (de los 15 a los 44 años de edad, aproximadamente) tienen más hijos (de 0 a 14 años de edad) que los necesarios para reponerse a sí mismos, la población está arriba de su RLF y aumenta. Su estructura de edades se parecerá a una pirámide (**FIGURA 25-18a**). Si los adultos en edad reproductiva tienen sólo el número de hijos necesarios para reponerse a sí mismos, la población estará en la RLF. Una población que ha estado por varios años en la RLF tendrá un diagrama de estructura de edades con lados relativamente rectos (**FIGURA 25-18b**). En las poblaciones que disminuyen, los adultos en edad reproductiva tienen menos hijos que los necesarios para reponerse a sí mismos, y la estructura de edades se estrecha en la base (**FIGURA 25-18c**).

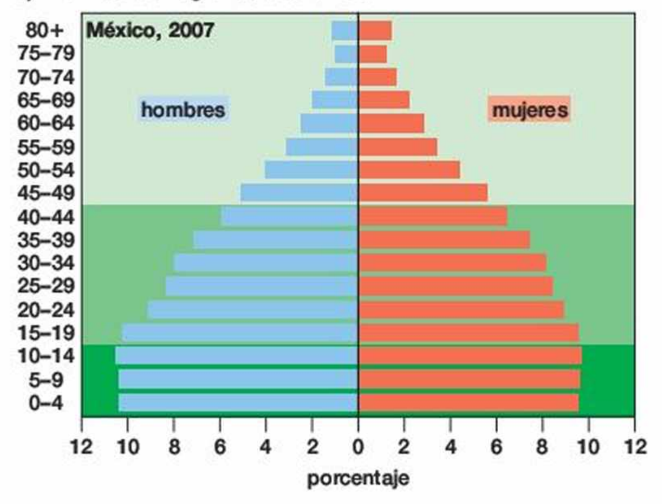
La **FIGURA 25-19** muestra las estructuras de edades promedio de las poblaciones en los países desarrollados y en desarrollo, para el año 2006 y con proyecciones para 2025 y 2050. Incluso si los países que crecen con rapidez alcanzaran de inmediato la RLF, su población seguiría creciendo durante décadas, ya que los niños actuales crean un impulso para el crecimiento futuro, conforme lleguen a la edad reproductiva e inicien sus propias familias, aun considerando que sólo tengan dos hijos. Esto impulsa el crecimiento demográfico de China al 0.6 por ciento anual, incluso con un índice de fertilidad al nivel de la RLF. Menos del 20 por ciento de individuos en una población estable están en el grupo de edad prerreproductiva (1 a 14 años). En México este grupo de edad constituye el 31 por ciento de la población, y en muchos países africanos los niños abarcan más del 40 por ciento de la población.

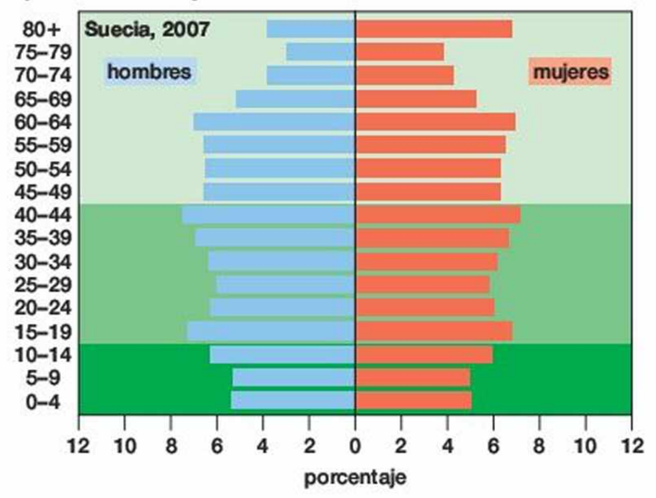
En Europa la fertilidad está por debajo del nivel de reposición

La **FIGURA 25-20** ilustra los índices de crecimiento de varias regiones en el mundo. En Europa el cambio anual promedio en la población es de −0.1 por ciento, y el índice de fertilidad media es de 1.4 (muy por debajo de la RLF), ya que las mujeres suelen retardar la maternidad o a renunciar a ella por diversas razones, relacionadas tanto con la economía familiar como con el estilo de vida.

Esta situación origina preocupaciones gubernamentales acerca de la disponibilidad de futuros trabajadores y contribuyentes para sostener al creciente porcentaje de adultos mayores. Varias naciones europeas están ofreciendo o considerando incentivos (como exenciones fiscales importantes) para las parejas que tengan hijos a una edad temprana, lo cual reduce la brecha generacional e incrementa la población. Japón, un país del tamaño del estado de Montana, tiene cerca de 128 millones de habitantes (el 42 por ciento de la población total de Estados Unidos). No obstante, a pesar del hacinamiento su gobierno está preocupado por el bajo índice de fertilidad nipón (1.3) y aporta diversos subsidios que alientan a tener familias más grandes.

Aunque una población reducida y finalmente estable ofrecerá enormes beneficios tanto para los seres humanos como para la biosfera que los sustenta, las actuales estructuras económicas en países de todo el mundo se basan en poblaciones en crecimiento. El difícil ajuste que requiere la estabilización o la disminución de las poblaciones lleva a los gobiernos a adoptar políticas que fomentan la maternidad y el crecimiento continuo.





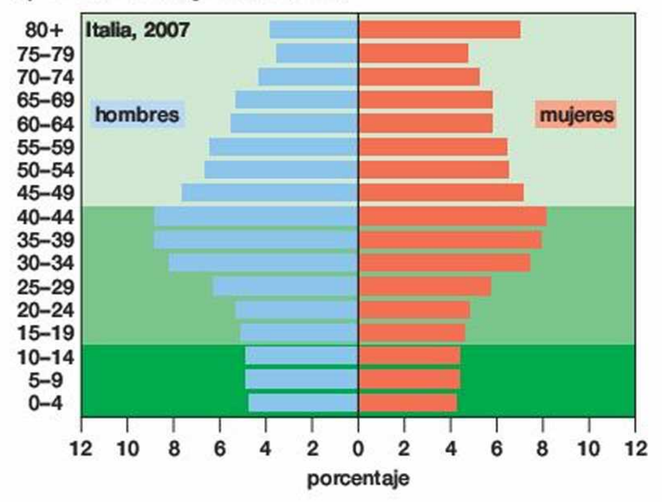
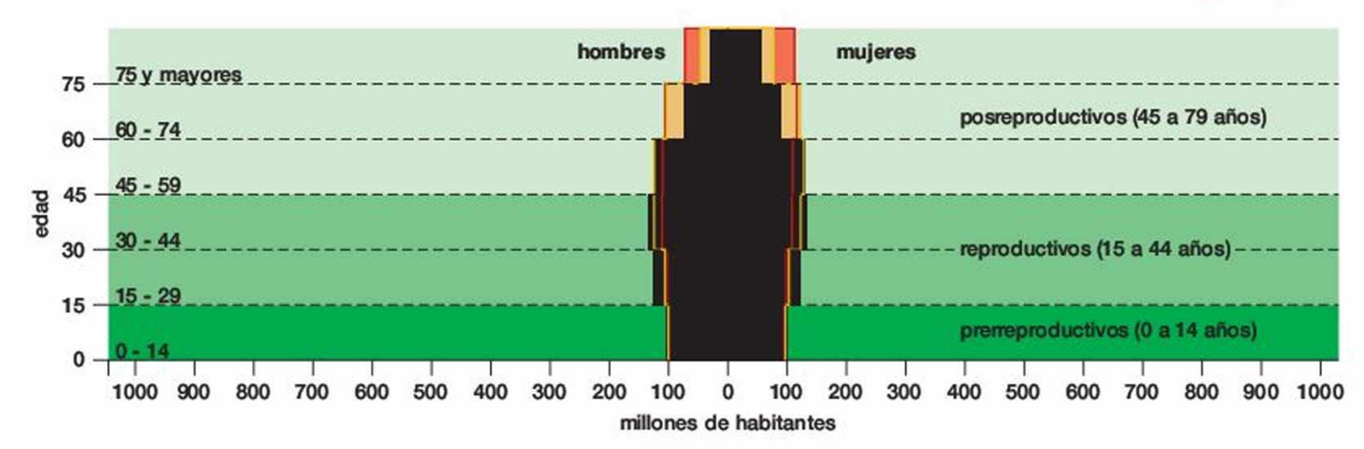


FIGURA 25-18 Diagramas de estructuras de edades
a) México crece muy rápidamente. ***b)*** Suecia tiene una población estable. ***c)*** La población de Italia está disminuyendo. (*Fuente*: Datos proporcionados por el U.S. Census Bureau; http://www.census.gov).





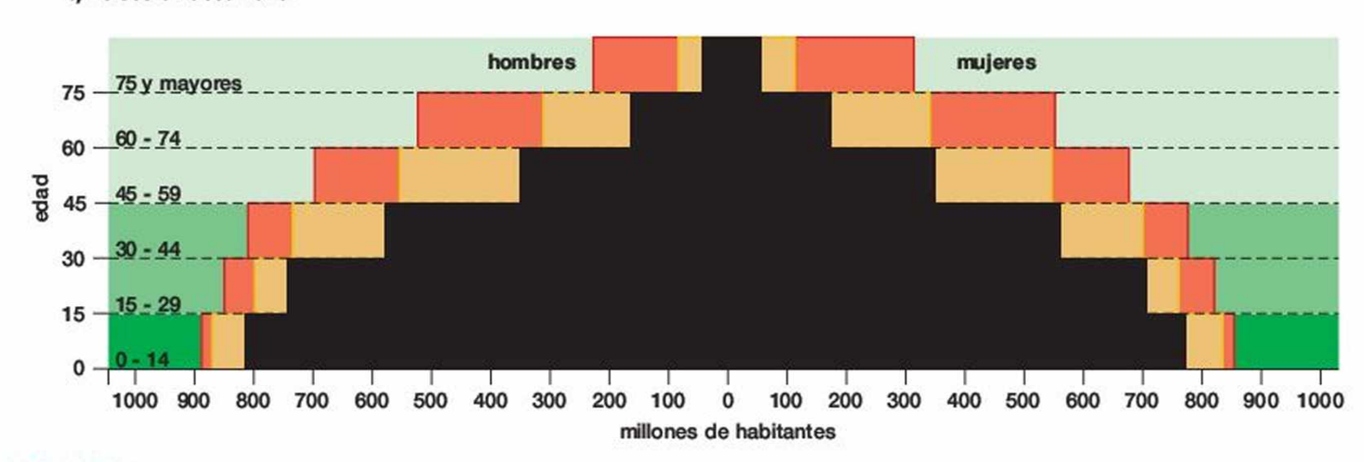


FIGURA 25-19 Estructuras de edades en países desarrollados y en desarrollo
Observa que en los países en desarrollo las predicciones indican que el número excedente de hijos sobre los padres es menor en 2025 y en 2050, conforme sus poblaciones se aproximan a la RLF. Sin embargo, conforme grandes números de jóvenes entren a la edad reproductiva, continuarán creciendo. (*Fuente*: Datos proporcionados por el U.S. Census Bureau; http://www.census.gov). **PREGUNTA: ¿Cómo el índice de fertilidad por arriba de la RLF crea un efecto de círculo vicioso en el crecimiento demográfico?**

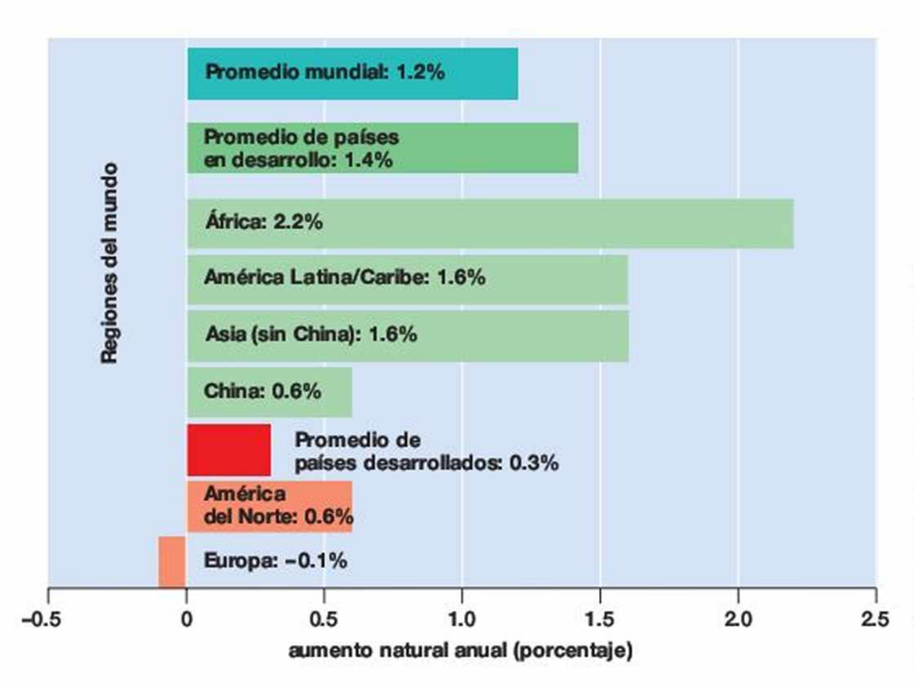


FIGURA 25-20 Crecimiento demográfico por regiones del mundo
Los índices de crecimiento que se muestran se deben al aumento natural (nacimientos – fallecimientos) expresados como el porcentaje de incremento por año en diversas regiones del mundo. Estas cifras no incluyen la inmigración ni la emigración. (*Fuente*: Datos tomados del Population Referente Bureau, World Population Data Sheet, 2005; www.prb.org/pdf-05/05WorldDataSheet_Eng.pdf). **PREGUNTA: ¿Por qué hay esas diferencias demográficas tan grandes entre los países desarrollados y los países en desarrollo?**

La población de Estados Unidos crece rápidamente

Con una población de más de 300 millones, Estados Unidos (FIGURA 25-21) es el país desarrollado de más rápido crecimiento en el mundo. Con un incremento natural del 0.6 por ciento, la población estadounidense crece a un índice seis veces mayor que el índice promedio de los países desarrollados. Entre 2004 y 2005 Estados Unidos creció aproximadamente 1 por ciento agregando 3 millones de nuevas personas (más de 8000 al día). El índice de fertilidad es actualmente de cerca de 2.0 ligeramente menor de la RLF (2.1). No obstante, cada año la inmigración a Estados Unidos incorpora cerca de 1 millón de personas de manera legal y un estimado de 500,000 ilegales, lo cual representa aproximadamente la mitad del incremento demográfico. El índice de fertilidad promedio de estos inmigrantes es superior a la RLF, lo cual incrementa su impacto sobre el crecimiento demográfico. Esta situación garantiza el continuo crecimiento demográfico estadounidense para el futuro indefinido.

El rápido crecimiento de la población estadounidense tiene importantes implicaciones ambientales tanto para el país como para el resto del mundo. El estadounidense promedio consume cinco veces más energía que el promedio mundial (véase "Enlaces con la vida: Pisar ligeramente: ¿Qué tan grande es tu 'huella'?"). Los 3 millones de personas que se incorporan a Estados Unidos utilizan 2.5 veces más energía de lo que consumirían casi 18 millones de personas que se incorporaran a la India en el mismo año. La inexorable expansión de viviendas, establecimientos comerciales y empresas de extracción de energía degradan o destruyen hábitat naturales, reduciendo así la capacidad de carga que una variedad de ecosistemas tienen para otras formas de vida.

¿Cuándo y cómo se estabilizará el número de seres humanos? ¿Cuántos habitantes puede sostener la Tierra? No tenemos respuestas certeras para tales preguntas, pero en la sección "Guardián de la Tierra: ¿Hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra?", las exploramos con más detenimiento.

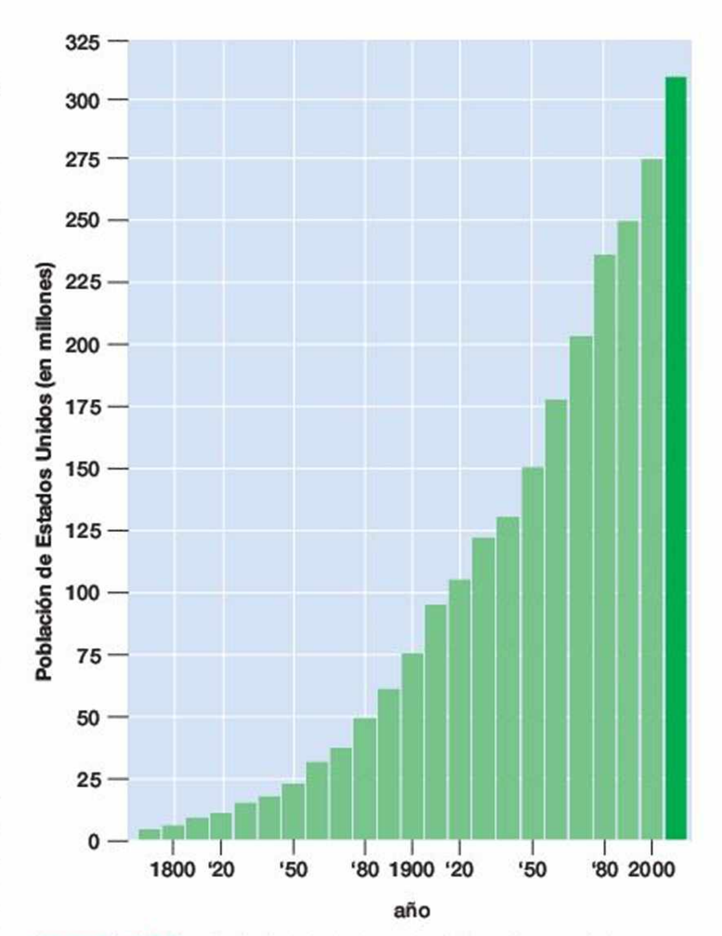


FIGURA 25-21 Crecimiento de la población estadounidense A partir de 1790, el crecimiento de la población estadounidense ha presentado la curva con forma de J característica del crecimiento exponencial. **PREGUNTA: ¿En qué etapa de la curva en forma de S se encuentra la población estadounidense? ¿Qué factores crees que causarán su estabilización y cuándo?**

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

EL MISTERIO DE LA ISLA DE PASCUA



La prehistoria de la Isla de Pascua está rodeada de misterio. ¿La gente deforestó la isla, o las ratas que se escondían en sus canoas provocaron el caos ecológico consumiendo tanto las semillas para sembrar como la vida silvestre nativa? Los fósiles revelan que la Isla de Pascua fue una vez el hogar de loros, lechuzas, garzas y diversas especies de otras aves. Al menos 25 especies de aves marinas incluyendo albatros, bobos y fragatas alguna vez anidaron en la isla. En la actualidad la Isla de Pascua no tiene aves terrestres nativas ni mamíferos; ningún animal más grande que un insecto es un residente permanente del lugar.

Cuando los bosques y su fauna desaparecieron, quizá la población humana de la isla careció de la alimentación adecuada. Sin madera para canoas o lanchas, no había forma de salir de la isla y pescar en mar abierto. De forma inquietante, la basura que se apiló desde el periodo post-bosque contenía unos cuantos ejemplares de huesos humanos roídos, lo cual sugiere que como resultado de la falta de alimentos pudo haberse presentado el canibalismo. Durante la segunda mitad del siglo XIX, la historia de la isla estuvo perdida conforme sus habitantes fueron tomados cautivos como esclavos y asolados por enfermedades traídas desde tierras extrañas.

Los primeros moradores humanos de la Isla de Pascua encontraron una isla boscosa que contenía abundantes recursos naturales y una diversidad de especies animales y vegetales útiles para los seres humanos. No obstante, con el paso del tiempo algunos científicos supusieron que la población creció hasta superar la capacidad ambiental para sostenerlos. Al igual que la población de renos de la isla Saint Paul, la población humana de la Isla de Pascua quizás haya dañado el ecosistema del cual dependía. Esto pudo haber causado que la población disminuyera drásticamente y que su sociedad se desintegrara.

¿Qué podemos aprender de la Isla de Pascua? De acuerdo con el autor y biólogo Jared Diamond, "el significado de la Isla de Pascua para nosotros debería ser evidentemente escalofriante. La Isla de Pascua tiene un mensaje importante para todos. En la actualidad, de nueva cuenta, una población creciente enfrenta la disminución de los recursos. Tampoco tenemos válvula de escape porque todas las sociedades humanas están ligadas por el transporte internacional, ni podemos huir al espacio de la misma manera que los habitantes de la Isla de Pascua no pudieron sobrevolar el océano. Si continuamos siguiendo nuestro curso actual, agotaremos los principales recursos marinos, selvas tropicales, combustibles fósiles y muchas de nuestras tierras para cuando nuestros hijos alcancen nuestra edad actual".

Piensa en esto La Isla de Pascua es pequeña (171 kilómetros cuadrados) y está a 1931 kilómetros de la isla habitable más próxima. ¿Por qué fue especialmente susceptible al deterioro de su población?

ENLACES CON LA VIDA Pisar ligeramente: ¿Qué tan grande es tu "huella"?

Ahora sabes que una "huella ecológica" mide el impacto ambiental de una persona. Mientras que las poblaciones animales suelen tener las huellas mínimas necesarias para mantenerse saludables y reproducirse, las huellas ecológicas humanas difieren exageradamente entre diferentes países y entre individuos dentro de esos países. ¿Qué determina el tamaño de la huella ecológica de una persona? Si buscas en Internet "huella ecológica" encontrarás sitios Web que además de describir el concepto, comparan diferentes países y te permiten calcular tu propia huella. Encontrarás que tu uso de energía, el tipo de casa en que vives e incluso los alimentos que ingieres influyen en tu huella.

En promedio, los habitantes de Estados Unidos tienen huellas más grandes que las personas de cualquier otro país del mundo. Las huellas estadounidenses promedian casi 10 hectáreas por persona. En comparación con el promedio mundial de 2.2 hectáreas por persona, en tanto que se estima que la biocapacidad de la Tierra es de 1.8 hectáreas por persona. Si los restantes 6300 millones de habitantes del planeta vivieran tan extravagantemente como el ciudadano estadounidense promedio, necesitaríamos 5.4 Tierras para satisfacer su demanda. La gente en los Países Bajos y en Canadá también disfruta un alto estándar de vida con huellas 5.6 y 6.8 hectáreas, respectivamente. No obstante, necesitaríamos 3.8 Tierras para sustentar nuestra población mundial actual con el estándar de vida promedio canadiense.

Sin embargo, te preguntarás ¿qué tiene de malo comer carne o frutas importadas, conducir un automóvil o vivir en una casa con un enorme jardín? De hecho, no hay nada inherentemente incorrecto en todas esas situaciones: se han vuelto ambientalmente nocivas sólo por el error permanente de la humanidad de no limitar su población. Los individuos deben reconocer que la decisión de tener más de dos hijos dará como resultado más huellas que pisen el planeta y menores recursos que los necesarios. Por ejemplo, si mil millones de personas habitaran la Tierra, cada individuo viviría con una comodidad razonable sin dañar el planeta. Menos huellas también nos permitirían reservar suficientes terrenos vírgenes para la supervivencia y el bienestar continuos de millones de especies irremplazables, que proporcionan la rica biodiversidad de la Tierra.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

25.1 ¿Cómo cambian de tamaño las poblaciones?

Los individuos se integran a las poblaciones por nacimiento o inmigración, y las abandonan por muerte o emigración. El tamaño definitivo de una población estable es el resultado de interacciones entre el potencial biótico (el índice de crecimiento máximo posible) y la resistencia ambiental (que limita el crecimiento de las poblaciones).

Todos los organismos tienen el potencial biótico para reponerse sobradamente a sí mismos durante su vida, lo cual da por resultado el crecimiento de la población. Las poblaciones tienden a crecer exponencialmente, agregándose números crecientes de individuos durante cada periodo sucesivo. Las poblaciones no pueden crecer exponencialmente por tiempo indefinido; o bien se estabilizan, o tienen ciclos periódicos de auge y decadencia como resultado de la resistencia ambiental.

Web tutorial 26.1 Crecimiento y regulación de la población

25.2 ¿Cómo se regula el crecimiento de las poblaciones?

La resistencia ambiental restringe el crecimiento de las poblaciones, ya que aumenta el índice de mortalidad o disminuye el índice de natalidad. El tamaño máximo al que un ecosistema puede mantener indefinidamente una población se denomina capacidad de carga, K, y está determinado por recursos limitados, como espacio, nutrimentos y luz. En general la resistencia ambiental mantiene las poblaciones en la capacidad de carga o por debajo de ella. En la Naturaleza las poblaciones pueden rebasar K temporalmente al agotar su fuente de recursos. De acuerdo con la cantidad de daño a los recursos fundamentales, esto conduce a que 1. la población oscile alrededor de K; 2. la población se desplome y luego se estabilice en una K reducida; 3. que se elimine la población del área.

El crecimiento de las poblaciones está restringido por formas de resistencia ambiental independientes de la densidad (como el clima) y por formas de resistencia dependientes de la densidad (como competencia, comportamientos depredatorios y parasitismo).

Web tutorial 26.2 Crecimiento de la población humana

25.3 ¿Cómo se distribuyen las poblaciones en el espacio y en el tiempo?

Las poblaciones se clasifican en tres tipos principales según su distribución: agrupadas, uniformes y aleatorias. Las distribuciones agrupadas se dan por razones sociales o en torno a recursos limitados. Normalmente una distribución uniforme es el resultado de la separación territorial. La distribución aleatoria es poco frecuente: se da sólo cuando los individuos no interactúan socialmente y cuando los recursos son abundantes y están distribuidos de manera uniforme.

Las poblaciones presentan curvas de supervivencia específicas que describen la probabilidad de sobrevivir a cualquier edad determinada. Las curvas de pérdida tardía (convexas) son características de las especies longevas con pocas crías, que reciben cuidados de sus progenitores. Las especies con curvas de pérdida constante tienen la misma probabilidad de morir a cualquier edad. Las curvas de pérdida temprana (cóncavas) son típicas de los organismos que tienen numerosos descendientes, la mayoría de las cuales mueren antes de alcanzar la madurez.

25.4 ¿Cómo está cambiando la población humana?

La población humana ha presentado crecimiento exponencial durante un lapso sin precedentes, gracias a la combinación de altos índices de natalidad, y a los avances tecnológicos en agricultura, industriales y médicos, que han vencido ciertos aspectos de la

resistencia ambiental y aumentado la capacidad de carga de seres humanos en la Tierra. Los diagramas de estructura de edades muestran las cifras de hombres y mujeres de diversos grupos de edad que una población comprende. Las poblaciones en expansión tienen estructuras de edades piramidales, las poblaciones estables presentan estructuras de edades de lados más bien rectos, y las poblaciones que se reducen tienen estructuras de edades que se estrechan en la base.

En la actualidad, la mayoría de los habitantes del planeta viven en países en desarrollo con poblaciones en expansión. Aunque los índices de natalidad se han reducido considerablemente en muchos lugares, el impulso de los altos índices de natalidad previos originan un importante crecimiento demográfico continuo. Estados Unidos es el país desarrollado que crece con mayor rapidez, debido tanto a los altos índices de natalidad como a los altas tasas de inmigración. Recientemente los científicos han estimado la cantidad de espacio biológicamente productivo necesario para satisfacer las demandas de una persona promedio con los niveles actuales de tecnología. Esta "huella ecológica" ofrece evidencia de que las demandas de los más de 6500 millones de habitantes del planeta exceden los recursos sustentablemente disponibles. La constante disminución de varios recursos sugiere que estamos dañando nuestro ecosistema mundial, reduciendo así su capacidad futura para darnos sustento. Conforme la población estadounidense siga creciendo con rapidez y la gente en los países menos desarrollados se esfuerce por aumentar sus estándares de vida, el daño se acelerará. A diferencia de otros animales los seres humanos pueden tomar decisiones conscientes para revertir las tendencias nocivas.

TÉRMINOS CLAVE

abiótico *pág. 502*
biótico *pág. 502*
capacidad de carga o sostenimiento (*K*) *pág. 506*
ciclo de auge y decadencia *pág. 504*
ciclo de población *pág. 511*
competencia *pág. 511*
competencia interespecífica *pág. 511*
competencia intraespecífica *pág. 511*
competencia por concurso *pág. 512*
competencia por invasión *pág. 511*
comunidad *pág. 502*
crecimiento demográfico logístico *pág. 506*
crecimiento exponencial *pág. 503*
curva J *pág. 503*
curva S *pág. 506*
demografía *pág. 514*
dependiente de la densidad *pág. 510*
depredador *pág. 510*
distribución agrupada *pág. 512*
distribución aleatoria *pág. 513*
distribución uniforme *pág. 512*
ecología *pág. 502*
ecosistema *pág. 502*
emigración *pág. 502*
estructura de edades *pág. 517*
especies invasoras *pág. 506*
fertilidad en el nivel de reposición (RLF) *pág. 516*
huella ecológica *pág. 516*
huésped *pág. 510*
independiente de la densidad *pág. 510*
índice de crecimiento *pág. 502*
índice de mortalidad *pág. 502*
índice de natalidad *pág. 502*
inmigración *pág. 502*
parásito *pág. 510*
población *pág. 502*
potencial biótico *pág. 502*
presa *pág. 510*
resistencia ambiental *pág. 502*
tabla de vida *pág. 513*
transición demográfica *pág. 516*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Define *potencial biótico* y *resistencia ambiental*.
2. Traza la curva de crecimiento de una población antes de que ésta encuentre una resistencia ambiental significativa. ¿Cómo se llama este tipo de crecimiento y cuál es su característica distintiva?
3. Explica la diferencia entre las formas de resistencia ambiental independientes de la densidad y las dependientes de la densidad.
4. ¿Qué significa crecimiento demográfico logístico? ¿Qué es *K*?
5. Describe tres posibles consecuencias si una población excede su capacidad de carga. Explica tu respuesta.
6. Menciona tres formas de resistencia ambiental dependientes de la densidad y explica el porqué de la dependencia de cada una de ellas.

7. Explica la diferencia entre las poblaciones que presentan curvas de supervivencia cóncavas y convexas.

8. Elabora la forma general de los diagramas de estructura de edades característicos de poblaciones en crecimiento, estables y que disminuyen. Rotula todos los ejes y explica por qué es posible predecir el crecimiento futuro a corto plazo usando la estructura de edades actual de las poblaciones.

9. Dado que el índice de natalidad de Estados Unidos corresponde actualmente a la fertilidad en el nivel de reposición, ¿por qué crece la población de ese país?

10. Comenta algunas de las razones por las que puede ser económicamente difícil la transición de una población en crecimiento a una población estable.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Explica la selección natural en términos del potencial biótico y la resistencia ambiental.
2. Estados Unidos ha aceptado desde hace mucho tiempo a un gran número de inmigrantes. Comenta los pros y los contras de tener un alto índice de inmigración legal. ¿Cuáles son las implicaciones de la inmigración con respecto a la estabilización de la población?
3. ¿Qué factores alientan el rápido crecimiento demográfico en los países en desarrollo? ¿Qué se necesitará para que ese crecimiento cambie?
4. Contrasta las estructuras de edades de las poblaciones humanas en rápido crecimiento y las estables. ¿Por qué una población en rápido aumento continuaría creciendo incluso si todas las familias inmediatamente empiezan a tener sólo dos hijos? ¿Por cuánto tiempo se incrementaría la población?
5. ¿Por qué resulta difícil aplicar el concepto de capacidad de carga a las poblaciones humanas?
6. Busca en Internet "huella ecológica" y calcula tu propia huella usando el cuestionario que encuentres en alguno de los sitios Web resultantes. Para cinco de tus actividades cotidianas, explica cómo y por qué cada una contribuye con tu huella ecológica.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Cohen, J. "Human Population Grows Up". *Scientific American*, septiembre de 2005. Los cambios masivos están en reserva cuando las poblaciones humanas se incrementan.

Korpimaki, E. y Krebs, C. J. "Predation and Population Cycles of Small Mammals". *BioScience*, noviembre de 1996. Reseña de estudios recientes destinados a evaluar los ciclos de depredadores y sus presas.

Myers, N. "Biotic Holocaust". *International Wildlife*, marzo-abril de 1999. Las actividades humanas están provocando extinciones de especies sin precedente desde la desaparición de los dinosaurios. ¿Cómo podemos revertir esta tendencia?

Pauly, D. y Watson, R. "Counting the Last Fish". *Scientific American*, julio de 2003. La pesca en exceso está provocando el colapso de las pesquerías mundiales.

Potts, M. "The Unmet Need for Family Planning". *Scientific American*, enero de 2000. Para reducir el crecimiento demográfico y mejorar la calidad de vida, es necesario un mayor acceso a los anticonceptivos en los países en desarrollo.

Wackernagel, M. *et al.* "Tracking the Ecological Overshoot of the Human Economy". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, julio de 2002. Una evaluación innovadora y conservadora de la huella ecológica humana sugiere que ya hemos rebasado la capacidad de la Tierra para sustentar nuestra población con los estándares de vida actuales.

Wilson, E. O. "The Bottleneck". *Scientific American*, febrero de 2002. La explosión demográfica combinada con la disminución de los recursos crea un cuello de botella para la humanidad. Este fascinante artículo de un biólogo galardonado tanto con el Premio Nacional de Ciencias como con el Pulitzer compara puntos de vista ambientales y económicos.

CAPÍTULO

26 Interacciones de la comunidad



Un trabajador lanza chorros de agua caliente a los mejillones cebra que recubren el interior de una planta de tratamiento de agua en Michigan. (Imagen en recuadro) Mejillones cebra cubren el cuerpo de un cangrejo de río.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: La invasión del mejillón cebra

26.1 ¿Por qué son importantes las interacciones de la comunidad?

26.2 ¿Cuál es la relación entre el nicho ecológico y la competencia?

El nicho ecológico define el lugar y el papel de cada especie en su ecosistema

La competencia ocurre siempre que dos organismos intentan utilizar los mismos recursos limitados

Las adaptaciones reducen la superposición de nichos ecológicos entre especies que coexisten

La competencia interespecífica contribuye a regular el tamaño de la población y la distribución de cada especie

La competencia dentro de una especie es un factor primordial en el control del tamaño de la población

26.3 ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre los depredadores y sus presas?

Las interacciones entre depredador y presa moldean las adaptaciones evolutivas

Guardián de la Tierra: Especies invasoras trastornan las interacciones de la comunidad

26.4 ¿Qué es la simbiosis?

El parasitismo daña, pero no mata de inmediato al huésped

En las interacciones mutualistas ambas especies obtienen beneficios

Investigación científica: Hormigas y acacias: una asociación ventajosa

26.5 ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura de la comunidad?

26.6 Sucesión: ¿Cómo cambia una comunidad a través del tiempo?

Existen dos formas principales de sucesión: primaria y secundaria

También hay sucesión en los estanques y lagos

La sucesión culmina en la comunidad clímax

Algunos ecosistemas se mantienen en un estado de subclímax

Conexiones evolutivas: ¿El camuflaje es capaz de dividir una especie?

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO La invasión del mejillón cebra



ESTUDIO DE CASO LA INVASIÓN DEL MEJILLÓN CEBRA

EN 1989 LOS RESIDENTES DE MONROE, MICHIGAN, una población situada a orillas del lago Erie, se encontraron de pronto sin agua. Sus escuelas, industrias y negocios tuvieron que cerrar durante dos días mientras los trabajadores intentaban resolver el problema: los mejillones cebra habían obstruido la planta de tratamiento de agua. Su problema no era el único de este tipo; en otra planta de tratamiento situada en el lago Erie, las poblaciones de mejillón cebra alcanzaron la cifra de 720,000 por metro cuadrado (véase la fotografía de presentación del capítulo). ¿De dónde vinieron los mejillones?

En algún momento de 1985 o 1986, un barco mercante que venía de Europa descargó agua dulce en el lago Saint Clair, que se localiza entre el lago Hurón y el lago Erie, en la frontera entre Ontario y Michigan. El agua, que se utilizó como lastre durante la travesía transatlántica del barco, llevaba polizones: millones de larvas de mejillón cebra. Aunque estos moluscos son nativos de los mares Caspio y Negro (dos grandes mares interiores entre Europa y Asia), encontraron condiciones ideales en Norteamérica. Dispersándose a través de los Grandes Lagos y los sistemas de desagüe de los ríos Mississippi y Ohio, han llegado hasta Nueva Orleans en el sur y Oklahoma en el oeste.

Las corrientes arrastran las larvas microscópicas del mejillón a lo largo de cientos de kilómetros. Mediante fibras pegajosas, los adultos, de dos a tres centímetros de largo, se adhieren a casi cualquier superficie subacuática, como muelles, tubos, maquinaria, escombros, cascos de barcos e incluso arena y sedimentos. Como sobreviven varios días fuera del agua, los mejillones adheridos a botes pequeños pueden llegar a otros lagos y ríos, donde rápidamente se establecen. La hembra adulta produce hasta 100,000 huevecillos cada año, de manera que la amenaza del mejillón ha probado ser incontenible. Los mejillones cubren y extinguen otras especies de crustáceos, por lo que amenazan con provocar la desaparición de muchas variedades poco comunes. Piensa en el mejillón cebra conforme leas acerca de las interacciones de la comunidad que caracterizan a los ecosistemas saludables. ¿Por qué han tenido tanto éxito estos invasores? ¿Habrá algo capaz de contener su propagación?

26.1 ¿POR QUÉ SON IMPORTANTES LAS INTERACCIONES DE LA COMUNIDAD?

Una **comunidad** ecológica se compone de todas las poblaciones que interactúan dentro de un ecosistema; en otras palabras, una comunidad es el componente *biótico*, o animado, de un ecosistema. En el capítulo anterior vimos que las interacciones en la comunidad, como la depredación, el parasitismo y la competencia, contribuyen a limitar el tamaño de las poblaciones. La red de interacciones entre los seres vivos que constituyen una comunidad tiende a mantener un equilibrio entre los recursos y el número de individuos que los consumen. Cuando las poblaciones interactúan unas con otras e influyen en la capacidad de cada una para sobrevivir y reproducirse, sirven como agentes de selección natural. Por ejemplo, al matar las presas más fáciles de atrapar, los *depredadores* dejan vivos a los individuos con mejores defensas contra la depredación. Estos individuos engendran un mayor número de crías y con el tiempo sus características hereditarias llegan a predominar en la población de presas. De esta forma, al mismo tiempo que limitan el tamaño de las poblaciones, las interacciones en la comunidad moldean el cuerpo y el comportamiento de las poblaciones que interactúan. Este proceso, por el que dos especies que interactúan fungen como agentes de selección natural una respecto a la otra a lo largo del tiempo evolutivo se conoce como **coevolución**.

Las interacciones de la comunidad más importantes son la competencia, la depredación, el parasitismo y el mutualismo. Si suponemos que en cada una de estas interacciones participan dos especies, los tipos de interacciones se caracterizarán en función de si cada especie resulta perjudicada o beneficiada, como se muestra en la tabla 26-1. Estas interacciones han moldeado el cuerpo y el comportamiento de los organismos.

26.2 ¿CUÁL ES LA RELACIÓN ENTRE EL NICHO ECOLÓGICO Y LA COMPETENCIA?

El nicho ecológico define el lugar y el papel de cada especie en su ecosistema

El concepto de *nicho ecológico* es importante para comprender cómo la competencia entre especies y dentro de cada una selecciona las adaptaciones en la forma del cuerpo y el comportamiento. Si bien la palabra *nicho* nos hace pensar en un pequeño espacio cerrado, en ecología su significado es mucho más amplio. Cada especie ocupa un **nicho ecológico** único que abarca todos los aspectos de su forma de vida. Un nicho ecológico incluye el hogar físico o *hábitat* del organismo. El hábitat primario del ciervo de cola blanca, por ejemplo, es el bosque caducifolio oriental. Además, el nicho incluye todos los factores ambientales físicos necesarios para la supervivencia y reproducción del ciervo, como los sitios de crianza y las guaridas, los intervalos de temperatura en los que el organismo sobrevive, la cantidad de humedad que requiere, el pH del agua o del suelo donde puede habitar, el tipo de nutrimentos del suelo que le hacen falta y el grado de sombra que tolera. El nicho ecológico comprende todo el "papel" que una especie dada desempeña dentro de un ecosistema, incluyendo lo que come (o consume, si es que obtiene energía a partir de la fotosíntesis) y las demás especies con las que compite. Aunque los diversos tipos de organismos comparten muchos aspectos de su nicho con otros, no hay dos especies que ocupen exactamente el mismo nicho ecológico, como se explicará en los siguientes apartados.

Tabla 26-1 Interacciones entre organismos

Tipo de interacción	Efecto sobre el organismo A	Efecto sobre el organismo B
Competencia entre A y B	Daña	Daña
Depredación de A contra B	Beneficia	Daña
Simbiosis		
Parasitismo de A en B	Beneficia	Daña
Comensalismo de A con B	Beneficia	No tiene efecto
Mutualismo entre A y B	Beneficia	Beneficia

La competencia ocurre siempre que dos organismos intentan utilizar los mismos recursos limitados

La **competencia** es una interacción que ocurre entre individuos o especies que intentan utilizar los mismos recursos limitados, en especial, energía, nutrimentos o espacio. La **competencia interespecífica** describe las interacciones competitivas entre diferentes especies, que podrían utilizar fuentes similares de alimento o los mismos lugares de crianza, o bien, competir por lugares con luz. En la competencia interespecí-

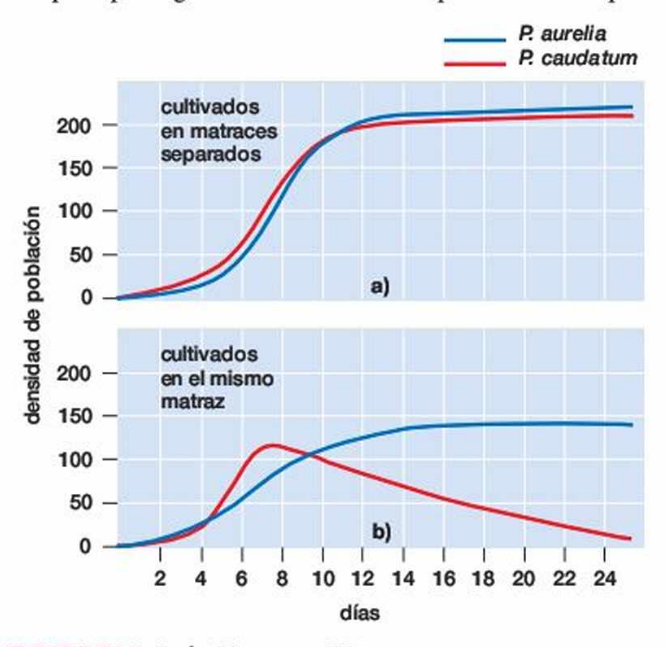


FIGURA 26-1 Exclusión competitiva
a) Cultivados por separado con una provisión de alimento constante, tanto el *Paramecium aurelia* como el *P. caudatum* presentan la curva S característica de una población que inicialmente crece con rapidez y después se estabiliza. ***b)*** Cultivados juntos y obligados a ocupar el mismo nicho, el *P. aurelia* supera siempre en la competencia al *P. caudatum* y provoca la muerte gradual de esa población. (Reproducido con modificación de G. F. Gause, *The Struggle for Existence*, Baltimore: Williams & Wilkins, 1934). PREGUNTA: Explica cómo la exclusión competitiva podría contribuir a la amenaza que suponen las especies invasoras.

fica cada especie participante sufre daños porque se reduce el acceso a los recursos cuyo suministro es limitado. La intensidad de la competencia interespecífica depende del grado de similitud entre las necesidades de las dos especies. En otras palabras, el grado de competencia es proporcional a la magnitud de la superposición de los nichos ecológicos de las especies en competencia.

Las adaptaciones reducen la superposición de nichos ecológicos entre especies que coexisten

Del mismo modo que dos organismos cualesquiera no pueden ocupar exactamente el mismo espacio físico al mismo tiempo, tampoco dos especies pueden habitar en el mismo nicho ecológico de forma simultánea y continua. Este importante concepto, que suele designarse como el **principio de exclusión competitiva**, fue formulado en 1934 por el microbiólogo ruso G. F. Gause. Este principio conduce a la hipótesis de que si se pusieran juntas dos especies con el mismo nicho y se les obligara a competir por recursos limitados, inevitablemente una de ellas vencería a la otra en la competencia y la especie menos adaptada de las dos se extinguiría. Gause utilizó dos especies del protista *Paramecium* (*P. aurelia y P. caudatum*) para demostrar este principio. En matraces de laboratorio ambas especies prosperaban a partir de bacterias y se alimentaban en las mismas partes de los matraces. Cultivadas por separado, ambas poblaciones proliferaban (**FIGURA 26-1a**), pero cuando Gause ponía las dos especies juntas en un mismo matraz, una de ellas siempre eliminaba, o "excluía competitivamente", a la otra (**FIGURA 26-1b**). Gause repitió entonces el experimento sustituyendo al *P. caudatum* por otra especie, *P. bursaria,* que tendía a alimentarse en otra parte del matraz. En este caso, las dos especies de *Paramecium* pudieron coexistir por tiempo indefinido porque ocupaban nichos ligeramente distintos. Las especies invasoras, como los mejillones cebra, tienen nichos que se superponen significativamente con los de las especies nativas, como las almejas de agua dulce, con las que son capaces de competir. Para conocer más acerca de las especies invasoras, véase la sección "Guardián de la Tierra: Especies invasoras trastornan las interacciones de la comunidad".

El ecologista R. MacArthur puso a prueba en condiciones naturales lo que Gause descubrió en el laboratorio, para lo cual investigó cinco especies de sílvidos norteamericanos. Todas estas aves cazan insectos y anidan en el mismo tipo de árbol llamado picea. Aunque en apariencia los nichos de estas aves se traslapan considerablemente, MacArthur encontró que cada especie concentra su búsqueda en zonas específicas del árbol, emplea diferentes tácticas de caza y anida en épocas ligeramente distintas. Al *dividirse* los recursos que proveen las piceas que comparten, los sílvidos reducen al mínimo la superposición de sus nichos y aminoran la competencia entre las diversas especies (**FIGURA 26-2**).

MacArthur descubrió que, cuando coexisten dos especies con necesidades similares, por lo regular, cada una ocupa un nicho más pequeño que el que ocuparía si estuviera sola. Este fenómeno, llamado **partición de recursos**, es una adaptación evolutiva que reduce los efectos perjudiciales de la competencia interespecífica. La partición de recursos es el resultado de la coevolución de especies con una superposición extensa, pero no total, de nichos. Puesto que la selección natural favorece

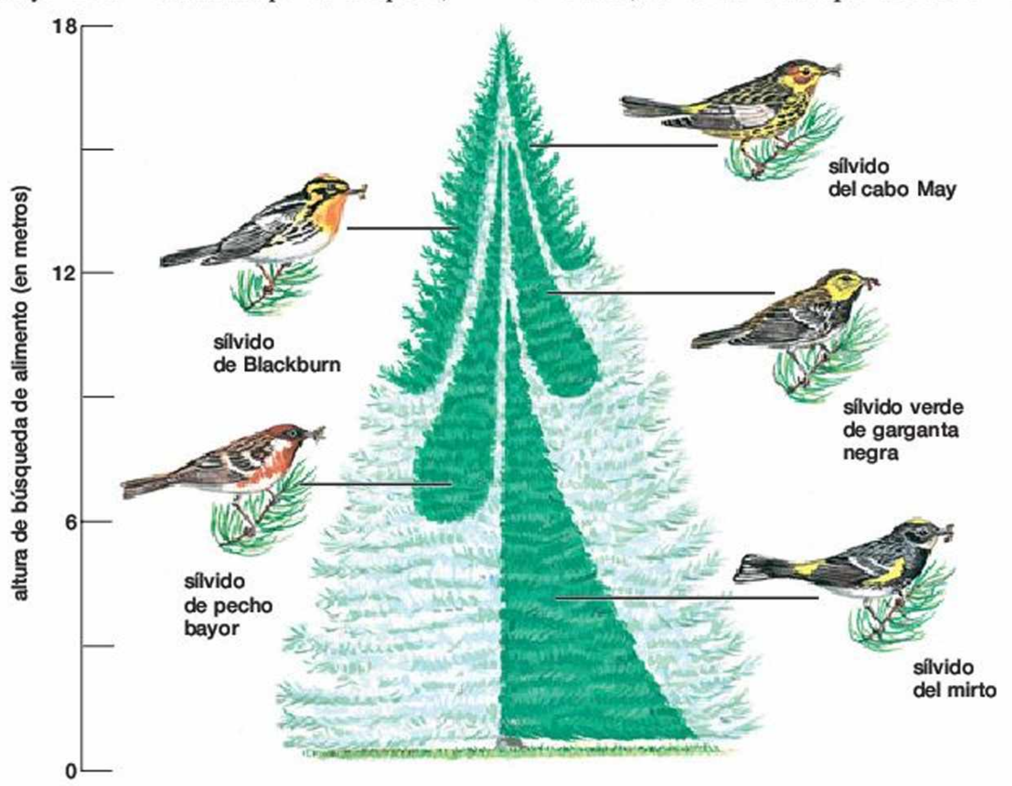


FIGURA 26-2 Partición de recursos
Cada una de estas especies insectívoras de sílvidos norteamericanos busca alimento en diferentes zonas de las piceas. Al ocupar nichos similares, pero no idénticos, se reduce la competencia.

a los individuos con menos competidores, a lo largo del tiempo evolutivo las especies en competencia desarrollan adaptaciones físicas y de comportamiento que reducen al mínimo sus interacciones competitivas. Darwin descubrió un ejemplo sorprendente de partición de recursos entre los pinzones de las islas Galápagos. Los pinzones que compartían la misma isla desarrollaron distintos tamaños y formas de pico y diferentes comportamientos de alimentación, lo que redujo la competencia entre ellos (como se describe en el capítulo 16).

La competencia interespecífica contribuye a regular el tamaño de la población y la distribución de cada especie

Aunque la selección natural reduce la superposición de nichos entre individuos de especies diferentes, los que tienen nichos similares siguen compitiendo directamente por los recursos limitados. Esta competencia interespecífica puede restringir el tamaño y la distribución de las poblaciones en competencia.

Un estudio clásico de los efectos de la competencia interespecífica es el que llevó a cabo el ecologista J. Connell con percebes (los percebes son unos crustáceos que se adhieren permanentemente a las rocas y a otras superficies; las rocas de la figura 26-14a están cubiertas de percebes grises). Los percebes del género *Chthamalus* comparten los litorales rocosos de Escocia con otro género, *Balanus*, y sus nichos se traslapan considerablemente. Ambos géneros viven en la **zona intermareal (o zona intermareas)**, una zona de la costa a la que las mareas cubren y dejan al descubierto alternativamente. Connell encontró que *Chthamalus* domina la marea alta y *Balanus*, la marea baja. Cuando Connell retiró todos los *Balanus*, la población de *Chthamalus* aumentó y se diseminó más abajo, hacia la zona que antes habitara su competidor. Donde el hábitat es idóneo para ambos géneros, *Balanus* vence porque es más grande y crece con más rapidez. Pero *Chthamalus* tolera las condiciones de mayor sequedad, por lo que goza de una ventaja competitiva en la marea alta, donde sólo la pleamar sumerge a los percebes. Como lo ilustra este ejemplo, la competencia interespecífica limita tanto el tamaño como la distribución de las poblaciones en competencia.

La competencia dentro de una especie es un factor primordial en el control del tamaño de la población

En esencia, individuos de la misma especie tienen requerimientos idénticos de recursos y, por lo tanto, ocupan exactamente el mismo nicho ecológico. Por esta razón, la competencia intraespecífica —o competencia entre individuos de la misma especie— es la forma más intensa de competencia. Como se explicó en el capítulo 25, la **competencia intraespecífica** ejerce una fuerte resistencia ambiental dependiente de la densidad, limitando el tamaño de la población. El resultado evolutivo de la competencia interespecífica es que los individuos que están mejor adaptados para obtener los recursos escasos tienen mayor probabilidad de reproducirse exitosamente, transmitiendo sus rasgos a la descendencia.

26.3 ¿CUÁLES SON LOS RESULTADOS DE LAS INTERACCIONES ENTRE LOS DEPREDADORES Y SUS PRESAS?

Los depredadores se alimentan de otros organismos que matan con ese propósito. Los ecologistas incluyen a veces los animales **herbívoros** (aquellos que comen plantas) en esta categoría general, porque pueden tener una influencia importante en el tamaño y la distribución de las poblaciones de plantas. Definiremos la depredación en su sentido más amplio, de forma que incluya la pika que se alimenta de pasto (FIGURA 26-3a), el mejillón cebra que filtra el agua para obtener algas microscópicas, el pez gobio que se come al mejillón cebra y el murciélago que se lanza sobre una palomilla (FIGURA 26-3b). Casi todos los depredadores son más grandes que sus presas o cazan colectivamente, como hacen los lobos para derribar un alce (véase la figura 25-10). En general, los depredadores son menos abundantes que sus presas; conoceremos la razón de ello en el capítulo siguiente.



a)



b)

FIGURA 26-3 Algunas formas de depredación
a) Una pika, cuyo alimento predilecto es el pasto, es un pariente de pequeñas dimensiones del conejo y vive en las montañas Rocallosas. Los fuertes tallos del pasto han evolucionado bajo la presión del comportamiento depredatorio de los herbívoros. ***b)*** Un murciélago de orejas largas utiliza un refinado sistema de ecolocación para cazar palomillas, las cuales, por su parte, han desarrollado detectores de sonido y comportamientos especiales para evitar al murciélago. **PREGUNTA: Describe algunos otros ejemplos de coevolución entre depredadores y presas.**



Las **especies invasoras** son especies introducidas en un ecosistema donde no evolucionaron y que resultan dañinas para la salud humana, el ambiente o la economía de la región. Las especies invasoras a menudo se dispersan profusamente porque encuentran algunas formas de resistencia ambiental, como depredadores o parásitos, en su nuevo ambiente. El crecimiento sin control de las poblaciones de tales especies puede dañar seriamente el ecosistema conforme éstas se desplazan, salen victoriosas de la competencia y se convierten en depredadores de las especies locales. No todas las especies no nativas se convierten en plaga, sino sólo aquellas que tienen elevadas tasas de reproducción, medios efectivos para desenvolverse en los nuevos hábitat y la capacidad de prosperar en una amplia variedad de condiciones ambientales. Las plantas invasoras se esparcen por medio de tallos rastreros así como por semillas, y algunas incluso pueden dar origen a nuevas plantas a partir de fragmentos. Los animales invasores por lo general no son caprichosos para comer. Al evadir los controles y equilibrios impuestos por miles de años de coevolución, las especies invasoras están provocando la devastación en ecosistemas naturales de todo el mundo.

Tanto los estorninos como los gorriones ingleses se han diseminado profusamente desde su introducción deliberada en la zona oriental de Estados Unidos en la década de 1890. Su éxito ha dañado a algunas aves canoras nativas, como los azulejos, con los que compiten por sitios de anidación. Las pequeñas hormigas de fuego de Sudamérica fueron introducidas accidentalmente en Alabama junto con la madera que llegó por barco en la década de 1930 y, desde entonces, se han esparcido por todo el sur de Estados Unidos. Las hormigas de fuego matan hormigas, pájaros y jóvenes reptiles nativos. Sus montículos arruinan los campos de las granjas, y sus fuertes picaduras y temperamento agresivo pueden hacer inhabitables los patios traseros de las casas. El escarabajo asiático de cuernos largos, que llegó alrededor de 1996 en estructuras y cajas de madera procedentes de China, ahora está devorando árboles de madera dura en el este y la zona central norte de Estados Unidos.

Las plantas invasoras también amenazan las comunidades naturales. En la década de 1920, la planta trepadora kudzu de Japón se plantó extensivamente en el sur de Estados Unidos para controlar la erosión. En la actualidad el kudzu se ha convertido en una plaga al crecer desmesuradamente y matar árboles y maleza; en ocasiones también llega a invadir el exterior de casas pequeñas (**FIGURA E26-1a**). El jacinto acuático, importado desde Sudamérica como planta ornamental, ahora cubre unos 2 millones de acres de lagos y canales en el sur de Estados Unidos, entorpeciendo la navegación y desplazando la vegetación natural (**FIGURA E26-1b**). La salicaria púrpura, introducida como planta ornamental a principios del siglo XIX, invadió pantanos, donde desplaza a las plantas nativas y reduce tanto el alimento como el hábitat para los animales locales (**FIGURA E26-1c**).

Un invasor microscópico, el virus del Nilo Occidental, se reconoció por primera vez en Estados Unidos en 1999, cuando los cuervos comenzaron a morir en gran número en Nueva York. El virus se reproduce en las aves, las cuales lo transmiten al ser picadas por mosquitos; luego, éstos infectan a otras aves, seres humanos y algunos otros mamíferos, incluidos los caballos. Las aves, los caballos y los humanos en Estados Unidos carecen de la inmunidad que resulta de una prolongada exposición al virus, por lo que son más vulnerables que las poblaciones de África y el Medio Oriente, donde el virus es común.

Los ecologistas estiman que los miles de especies invasoras en Estados Unidos son responsables de reducir las poblaciones de unas 400 especies nativas hasta el grado de que se les considere seriamente amenazadas o en peligro de extinción. Recientemente, funcionarios encargados del cuidado de la vida silvestre hicieron cuidadosos intentos por restablecer estos controles y equilibrios importando depredadores o parásitos para atacar algunas especies invasoras. Sin embargo, este tipo de control entraña serios peligros, porque introducir más depredadores o parásitos no nativos en un ecosistema podría tener consecuencias impredecibles y posiblemente desatrosas para las especies locales. Por ejemplo, en 1958 un enorme caracol depredador de Florida, el caracol lobo rosado, fue llevado a Hawai para alimentarse de otra plaga invasora, el caracol gigante de África. El caracol lobo rosado se ha convertido en una seria amenaza para varias especies de caracoles nativos de Hawai, que ahora se encuentran en peligro de extinción.

A pesar de los riesgos de importar estos organismos de control biológico, a menudo parece haber pocas alternativas, porque los venenos matan organismos nativos y no nativos indiscriminadamente. Aprendiendo de los desastres del pasado, los biólogos ahora analizan minuciosamente los *biocontroles* propuestos para asegurarse de que combaten de manera específica las especies invasoras. Por ejemplo, una pequeña mosca de Sudamérica, cuyas larvas se alimentan selectivamente de las hormigas de fuego, se ha liberado en el sur de Estados Unidos. Los científicos están investigando la posibilidad de importar otros insectos que se alimentan de plantas invasoras —como el kudzu y la salicaria púrpura— sin atacar a las plantas nativas.



a) kudzu



b) jacinto acuático



c) salicaria púrpura

FIGURA E26-1 Especies invasoras

a) El kudzu japonés cubre rápidamente árboles enteros y hasta casas. ***b)*** El jacinto acuático, originario de Sudamérica, actualmente obstruye canales en el sur de Estados Unidos. ***c)*** La salicaria púrpura desplaza la vegetación nativa y reduce el alimento y el hábitat para los animales locales en los pantanos.



a) lenguado de la arena (pez)

b) chotacabras (pájaro)

FIGURA 26-4 Camuflaje por combinación
a) Este lenguado de la arena es un pez oceánico aplanado que habita en el fondo del mar y tiene una coloración moteada muy parecida a la arena sobre la que reposa. *b)* Este chotacabras de Belice en su nido se distingue con dificultad de la hojarasca que lo rodea.



a) palomilla



b) dragón de mar frondoso



c) bichos espina



d) cactus

FIGURA 26-5 Camuflaje por semejanza con objetos específicos
a) Unas palomillas, cuyo color y forma son semejantes a los del excremento de las aves, reposan inmóviles sobre una hoja. *b)* El dragón de mar frondoso (un "caballito de mar" australiano) tiene extensiones de su cuerpo que imitan las algas entre las que normalmente se oculta. *c)* Los bichos espina de Florida pasan desapercibidos por su semejanza con las espinas de una rama. *d)* Este cactus del sudoeste de Estados Unidos recibe acertadamente el nombre de "cactus roca viva". **PREGUNTA: ¿Cómo se desarrolló tal camuflaje?**

Las interacciones entre depredador y presa moldean las adaptaciones evolutivas

Para sobrevivir, los depredadores deben alimentarse y las presas deben evitar servir de alimento. Por consiguiente, las poblaciones de depredadores y presas ejercen una intensa presión ambiental mutua que da por resultado su coevolución. Conforme las presas resultan más difíciles de atrapar, los depredadores deben volverse más hábiles para la caza. La coevolución ha dotado al puma de garras y colmillos filosos, y al cervatillo de un pelaje moteado y el comportamiento de yacer completamente inmóvil mientras espera a su madre. La coevolución ha dado origen a la aguda visión del halcón y a la coloración parda, semejante a la de la tierra, de los mamíferos que son sus presas. La evolución que se genera bajo la presión de los depredadores también ha producido los venenos y brillantes colores de la rana flecha venenosa y la serpiente coralillo (véase las figuras 26-7 y 26-9a). En los siguientes apartados examinaremos algunos de los resultados evolutivos de las interacciones entre depredadores y presas. En la sección "Guardián de la Tierra: Especies invasoras trastornan las interacciones de la comunidad", aprenderás lo que sucede cuando los controles y equilibrios naturales son esquivados al introducir organismos en comunidades ecológicas en las que no evolucionaron.

Algunos depredadores y presas han adoptado comportamientos que se contrarrestan

Las adaptaciones de los murciélagos y las palomillas (véase la figura 26-3) ofrecen un excelente ejemplo de cómo la coevolución moldea tanto las estructuras físicas como los comportamientos. En su mayoría, los murciélagos son cazadores nocturnos que se orientan y localizan presas por ecolocación. Estos animales emiten pulsaciones sonoras de frecuencia extremadamente alta y gran intensidad y, mediante el análisis de los ecos que regresan a ellos, crean una "imagen" de su entorno. Por la presión selectiva de este sistema especializado de localización de presas, ciertas palomillas (una presa favorita de los murciélagos) han perfeccionado unos oídos simples que son especialmente sensibles a las frecuencias que los murciélagos ecolocalizadores utilizan. Cuando escuchan a un murciélago, estas palomillas intentan escapar volando de forma errática o dejándose caer al suelo. Los murciélagos pueden contrarrestar esta defensa llevando la frecuencia de sus pulsaciones sonoras fuera del intervalo de sensibilidad de la palomilla. Algunas palomillas han perfeccionado un método para interferir la ecolocación de los murciélagos produciendo sus propios chasquidos de alta frecuencia. En respuesta a esto, cuando caza una palomilla chasqueante, el murciélago puede interrumpir temporalmente sus propias pulsaciones sonoras y hacer blanco en la polilla siguiendo los chasquidos de ésta.

El camuflaje oculta tanto a los depredadores como a sus presas

Una antigua máxima de las novelas de detectives dice que el mejor lugar para esconderse es el que está justo a la vista de todo el mundo. Tanto los depredadores como sus presas han adoptado colores, dibujos y formas parecidos a su entorno. Estos disfraces, llamados **camuflaje**, hacen que los animales pasen desapercibidos aun a la vista de todos (**FIGURA 26-4**).

Algunos animales muestran un gran parecido con objetos específicos, como hojas, ramitas, algas marinas, espinas o incluso excrementos de aves (**FIGURA 26-5a-c**). Los animales camuflados tienden a permanecer inmóviles en vez de huir de sus depredadores; ¡un "excremento de pájaro" que huye sería muy notorio! En tanto que muchos animales camuflados parecen plantas, algunos tipos de plantas han evolucionado hasta parecer rocas, que sus depredadores herbívoros ignoran (**FIGURA 26-5d**).

El camuflaje también ayuda a los depredadores que acechan a su presa. Por ejemplo, un guepardo manchado pasa desapercibido en la hierba mientras vigila a los mamíferos que pastan. El pez rana se parece mucho a las rocas y esponjas cubiertas de algas sobre las que reposa inmóvil, con un señuelo que se alza de su labio superior (**FIGURA 26-6**). Los peces pequeños advierten sólo el señuelo, y el pez rana los traga cuando se acercan a él.



a) guepardo



b) pez rana

FIGURA 26-6 El camuflaje ayuda a los depredadores

a) Mientras acecha a sus presas, el guepardo se confunde con el fondo de los pastizales. *b)* Combinando el camuflaje con el mimetismo agresivo, un pez rana aguarda emboscado; su cuerpo camuflado armoniza con la roca incrustada de esponjas sobre la que reposa. El señuelo atrae a depredadores pequeños que terminan convertidos en presas.



FIGURA 26-7 Coloración de advertencia
La rana flecha venenosa sudamericana anuncia que su piel es venenosa con motivos de colores brillantes y contrastantes.

Los colores brillantes suelen ser una advertencia de peligro

Ciertos animales han evolucionado de forma muy diferente y exhiben una **coloración de advertencia** (FIGURA 26-7; véase también las figuras 26-8 y 26-9). Estos animales tienen por lo regular un sabor desagradable y muchos de ellos son venenosos, como la avispa común, con sus bandas de color amarillo brillante y negro. Como para la presa no es ningún consuelo envenenar al depredador después de que éste se la ha comido, los colores brillantes proclaman "¡si me comes, te arriesgas!" Una sola experiencia desagradable basta para enseñar a los depredadores a evitar esas notorias presas.

Algunos organismos se protegen por mimetismo

El término **mimetismo** se refiere a una situación en la que una especie evoluciona hasta parecerse a otro organismo. Al compartir colores de advertencia similares, algunas especies venenosas se benefician. El mimetismo entre diferentes especies de sabor desagradable se llama *mimetismo mülleriano*. Por ejemplo, las mariposas monarca tienen dibujos en sus alas que son notablemente similares a los que presentan las mariposas virrey, que son de sabor igualmente desagradable (y casi indistinguible) (FIGURA 26-8). Las aves que enferman por comer un ejemplar de algunas de esas especies también evitarán a las mariposas de la otra especie. Un sapo que recibe una picadura mientras intenta comer una abeja probablemente evitará en el futuro no sólo a las abejas, sino a cualquier insecto con franjas negras y amarillas —como los avispones venenosos y las avispas— aun sin haberlo probado. Un patrón de coloración común da por resultado un aprendizaje más rápido por parte de los depredadores y, en consecuencia, menor depredación sobre todas las especies con colores similares.

Una vez que evoluciona una coloración de advertencia, surge una ventaja selectiva para los animales inofensivos que se parecen a los venenosos, una adaptación que se llama *mimetismo batesiano*. Por ejemplo, la inofensiva mosca de las flores escapa a la depredación pareciéndose a la abeja (FIGURA 26-9a), mientras que la inofensiva serpiente rey de las montañas evita a sus depredadores adoptando los brillantes colores de advertencia propios de la mortífera coralillo (FIGURA 26-9b).

Ciertas especies de presas utilizan otra forma de mimetismo: la **coloración de sobresalto.** Varios insectos, e incluso algunos vertebrados como la rana de ojos falsos, han adquirido por evolución motivos coloreados muy parecidos a los ojos de un animal mucho más grande y posiblemente peligroso (FIGURA 26-10). Si un depredador se acerca, la presa exhibe de improviso sus manchas que parecen ojos, con lo que sobresalta al depredador y tiene oportunidad de escapar. Una variante refinada del tema de las presas que imitan a sus depredadores es la que se observa en la mosca de la baya de nieve, que es objeto de caza por parte de la araña saltadora territorial. Cuando una mosca advierte la presencia de una araña que se aproxima, extiende sus alas y las mueve hacia atrás y adelante en una danza de saltitos. Al ver esta exhibición, es probable que la araña huya de la inofensiva mosca. ¿Por qué? Los investigadores han observado que las marcas de las alas de la mosca se parecen mucho a las patas de otra araña saltadora.



mariposa monarca (sabor desagradable)



mariposa virrey (sabor desagradable)

FIGURA 26-8 Mimetismo de advertencia
Los colores de advertencia casi idénticos protegen tanto a la mariposa monarca de sabor desagradable (izquierda) como a la mariposa virrey (derecha), de gusto igualmente repugnante.



a) abeja (venenosa)



mosca de las flores (inofensiva)



b) coralillo (venenosa)



serpiente rey (inofensiva)

FIGURA 26-9 Mimetismo batesiano

a) Una abeja, que es capaz de picar (izquierda), es imitada por la inofensiva mosca de las flores (derecha). ***b)*** La coloración de advertencia de la venenosa serpiente coralillo (izquierda) es imitada por la inofensiva serpiente rey (derecha).



a) rana de ojos falsos



b) palomilla pavo real



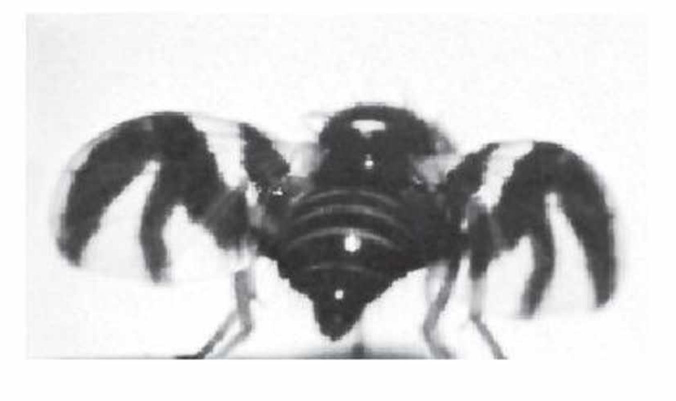
c) oruga de la mariposa cola de golondrina

FIGURA 26-10 Coloración de sobresalto

a) Cuando se siente amenazada, la rana de ojos falsos levanta las ancas para simular los ojos de un depredador más grande. ***b)*** La palomilla pavo real de Trinidad está bien camuflada, pero, si un depredador se acerca, la palomilla abre sus alas para mostrar unas manchas que parecen grandes ojos. ***c)*** El parecido de esta larva oruga de la mariposa cola de golondrina con una serpiente ahuyenta a sus depredadores. La cabeza de la oruga es la "nariz de la serpiente".



araña saltadora (depredador)



mosca de la baya de nieve (presa)

FIGURA 26-11 Una presa imita a su depredador
Cuando se aproxima una araña saltadora (izquierda), la mosca de la baya de nieve extiende sus alas para exhibir una figura que semeja patas de araña (derecha). La mosca intensifica el efecto ejecutando una danza de saltitos laterales que remeda el movimiento de las patas de una araña saltadora que defiende su territorio.

Los movimientos irregulares de la mosca remedan los que ejecuta una araña saltadora cuando expulsa a otra araña de su territorio (**FIGURA 26-11**). La selección natural ha armonizado con gran finura el comportamiento y la apariencia de la mosca para evitar que ésta sea víctima de las arañas saltadoras.

Algunos depredadores utilizan el mimetismo para atacar a sus presas

Algunos depredadores han desarrollado un **mimetismo agresivo**, una estrategia de "lobo con piel de oveja", que les permite incitar a su presa a acercarse. Por ejemplo, las luciérnagas hembra emiten destellos con un cierto ritmo, que es único para su especie, con el fin de atraer a los machos. Pero en una especie, las hembras en ocasiones imitan el patrón de destellos de una especie diferente para atraer machos que matan y comen. El pez rana (véase la figura 26-6b) no sólo está camuflado, sino que exhibe un tipo de mimetismo agresivo al hacer oscilar un poco arriba de su boca un señuelo que se retuerce y que semeja un pez pequeño. El pez rana se traga de inmediato al pez curioso atraído por el señuelo.

Algunos depredadores y presas toman parte en contiendas químicas

Tanto depredadores como presas emplean una variedad de sustancias químicas con fines de ataque y defensa. El veneno de las arañas y las serpientes, como la coralillo (véase la figura 26-9), cumple la función de paralizar las presas y también de disuadir a los depredadores. Muchas plantas producen toxinas defensivas. Por ejemplo, los lupinos, cuyas flores adornan tanto los jardines como los prados de las montañas, producen sustancias químicas, llamadas *alcaloides,* que impiden el ataque de la mariposa azul, cuyas larvas se alimentan de los brotes del lupino. De hecho, los diferentes individuos de una misma especie de lupino producen formas distintas de alcaloides, lo que dificulta a las mariposas adquirir resistencia a ellos.

Ciertos moluscos, como los calamares, los pulpos y algunas babosas de mar, emiten nubes de tinta cuando son atacados. Estas vistosas "cortinas de humo" químicas confunden a los depredadores y enmascaran la huida de la presa. Un ejemplo espectacular de defensa química es el que ofrece el escarabajo bombardero. Como respuesta a la mordedura de una hormiga, el escarabajo deposita las secreciones de unas glándulas especiales en una cámara abdominal, donde ciertas enzimas catalizan una reacción química explosiva que lanza un chorro de líquido hirviente y tóxico contra el atacante (**FIGURA 26-12a**).

Las plantas y los herbívoros tienen adaptaciones coevolutivas

Aunque los hemos clasificado como depredadores, los herbívoros (animales que comen plantas) no se ubican claramente en alguna de las categorías que hemos utilizado. Cuando pastan, los caballos y las vacas arrancan y exterminan algunas hierbas, pero casi siempre actúan como una podadora de pasto que recorta, pero no mata las plantas. Como quiera que los clasifiquemos, los herbívoros ejercen una fuerte presión selectiva sobre las plantas para evitar ser devoradas. Las plantas han perfeccionado diversas adaptaciones químicas que disuaden a sus "depredadores" herbívoros. Muchas de ellas, como el cardo lechoso, sintetizan sustancias tóxicas y de sabor desagradable. A medida que las plantas perfeccionaban sustancias tóxicas para su defensa, ciertos insectos encontraron formas de eliminar la toxicidad de estas sustancias o incluso de utilizarlas. El resultado de todo esto es que prácticamente toda planta tóxica sirve de alimento al menos a un tipo de insecto. Por ejemplo, las mariposas monarca depositan sus huevecillos en el cardo lechoso; cuando sus larvas eclosionan, consumen la planta tóxica (**FIGURA 26-12b**). Las orugas no sólo toleran el veneno del cardo lechoso, sino que además lo almacenan en sus tejidos como defensa contra sus propios depredadores. Después de la metamorfosis, la mariposa monarca conserva la toxina almacenada (véase la figura 26-8).

Los pastos han incorporado sustancias silíceas (vítreas) duras en sus hojas, lo que las hace difíciles de masticar, salvo para los que cuentan con dientes grandes y fuertes. En una escala de tiempo evolutiva, los pastos endurecieron sus hojas para reducir el ataque de los depredadores, y los caballos adquirieron dientes más largos con cubiertas de esmalte más gruesas que resisten el desgaste.



a) escarabajo bombardero



b) oruga monarca

FIGURA 26-12 Guerra química
a) El escarabajo bombardero rocía un líquido tóxico caliente en respuesta a un pellizco en la pata. *b)* Una oruga monarca se alimenta del cardo lechoso, que contiene una potente toxina. PREGUNTA: ¿Por qué la oruga tiene rayas de colores brillantes?

26.4 ¿QUÉ ES LA SIMBIOSIS?

La **simbiosis**, que literalmente significa "vivir juntos", se define como una interacción estrecha entre organismos de especies diferentes durante un tiempo prolongado. Considerada en su sentido más amplio, la simbiosis incluye el *parasitismo*, el *mutualismo* y el *comensalismo*. Aunque una de las especies siempre saca provecho de las relaciones simbióticas, la segunda especie puede sufrir daño, recibir beneficios, o bien, no verse afectada. El **comensalismo** es una relación en la que una de las especies obtiene beneficios y la otra no se ve afectada relativamente. Los percebes que se adhieren a la piel de una ballena, por ejemplo, consiguen viajar gratuitamente a través de aguas ricas en nutrimentos sin dañar a la ballena. En el parasitismo y en el mutualismo, los participantes actúan uno sobre el otro como poderoso agente de selección natural, como se explicará en los siguientes apartados.

El parasitismo daña, pero no mata de inmediato al huésped

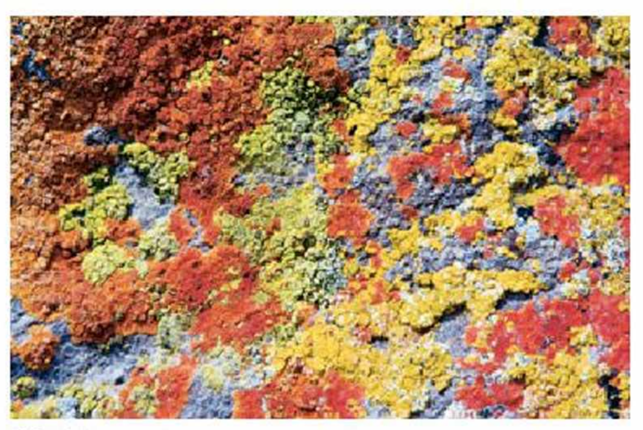
En el parasitismo un organismo obtiene la ventaja de alimentarse de otro. Los **parásitos** viven dentro de sus presas, llamadas *huéspedes*, o sobre ellas; normalmente las dañan o las debilitan, pero no las matan de inmediato. Aunque a veces es difícil distinguir con claridad entre un depredador y un parásito, los parásitos son en general mucho más pequeños y más numerosos que sus huéspedes. Entre los parásitos más conocidos están las tenias, las pulgas y numerosos protozoarios, bacterias y virus patógenos. Muchos parásitos, en particular los gusanos y los protozoarios (como el parásito de la malaria o paludismo), tienen ciclos de vida complejos en los que intervienen dos o más huéspedes. Hay unos cuantos vertebrados parásitos: la lamprea, que se adhiere a un pez huésped y chupa su sangre, es un ejemplo poco común.

La diversidad de las bacterias y virus infecciosos y la precisión del sistema inmunitario que contrarresta su ataque son evidencia de las poderosas fuerzas de la coevolución entre los microorganismos parásitos y sus huéspedes. Consideremos el caso del parásito del paludismo, que ha ejercido una fuerte presión ambiental en favor del gen de hemoglobina defectuoso de los seres humanos que provoca la anemia de células falciformes. El parásito no sobrevive en los glóbulos rojos afectados por esta enfermedad. En ciertas zonas de África, donde el paludismo es común, hasta 20 por ciento de la población humana tiene el gen de células falciformes.

Otro ejemplo es el *Trypanosoma*, un protozoario parásito que origina tanto la enfermedad del sueño en el ser humano como una enfermedad del ganado llamada *nagana*. Este parásito afecta relativamente poco al antílope africano, que coevolucionó con él. El ganado que no es nativo de África sufre la infección, pero sobrevive a ella si se crió en una región infestada durante varias generaciones. En cambio, el ganado recién importado muere por lo general si no recibe tratamiento.

En las interacciones mutualistas ambas especies obtienen beneficios

Cuando dos especies interactúan de forma que ambas obtienen provecho de ello, la relación recibe el nombre de **mutualismo**. Las manchas coloreadas que vemos sobre las rocas son probablemente líquenes, una asociación mutualista de un alga y

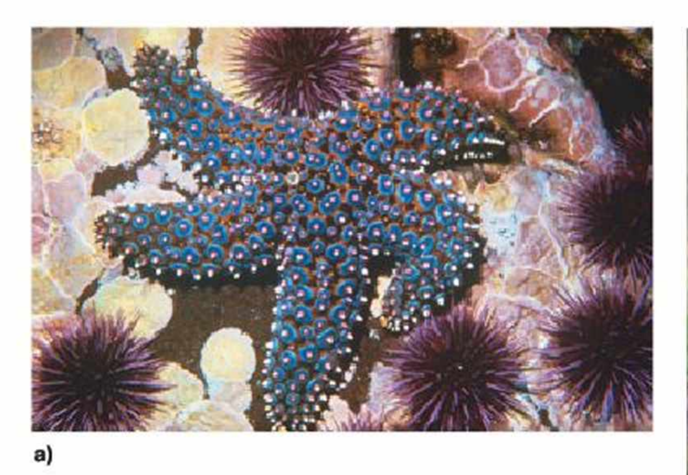

a) liquen


b) pez payaso

FIGURA 26-13 Mutualismo
a) Este liquen de brillantes colores que crece sobre la roca desnuda es una relación mutualista entre un alga y un hongo. *b)* El pez payaso se acomoda incólume entre los tentáculos urticantes de la anémona. Observa el brillante color "de advertencia" del pez payaso. Aunque el pez por sí solo es indefenso, su coloración advierte a los depredadores potenciales de la amenaza que supone la anémona.

un hongo (**FIGURA 26-13a**). El hongo brinda sostén y protección al mismo tiempo que obtiene alimento del alga fotosintética, cuyos brillantes colores son pigmentos que captan la luz. Las interacciones mutualistas también tienen lugar en el tracto digestivo de las vacas y de las termitas, donde protistas y bacterias encuentran alimento y abrigo al tiempo que ayudan a sus huéspedes a extraer nutrimentos, y en nuestros propios intestinos, donde las bacterias sintetizan ciertas vitaminas. Las bacterias nitrificantes que habitan en cámaras especiales sobre las raíces de las plantas leguminosas son otro ejemplo importante. Estas bacterias reciben alimento y abrigo de la planta y, a cambio, captan nitrógeno en una forma que la planta puede utilizar. Algunos socios mutualistas han coevolucionado al grado de que ninguno de ellos sobrevive por sí solo. Un ejemplo de esto es el mutualismo de hormigas y acacias que se describe en la sección "Investigación científica: Hormigas y acacias, una asociación ventajosa".

Las relaciones mutualistas en las que participan vertebrados son poco frecuentes y, por lo regular, menos íntimas y extendidas. El pez payaso, que está cubierto con una capa mucosa que le sirve de protección, se refugia entre los tentáculos venenosos de ciertas especies de anémonas. La anémona provee al pez protección de los depredadores. Por su parte, el pez payaso ahuyenta a otros peces que se alimentan de anémonas, limpia los desechos de su huésped y lleva un poco de alimento a su anémona (**FIGURA 26-13b**).


a)


b)

FIGURA 26-14 Especies clave
a) La estrella de mar *Pisaster* es una especie clave a lo largo del rocoso litoral noroeste del Pacífico.
b) El elefante es una especie clave de la sabana africana.

INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Hormigas y acacias: una asociación ventajosa

Daniel Janzen, estudiante de doctorado de la Universidad de Pensilvania, recorría a pie un camino de Veracruz, México, cuando vio un escarabajo volador que se posaba sobre un árbol espinoso, tan sólo para ser ahuyentado de él por una hormiga. Cuando se acercó, vio que el árbol, una acacia cuerno de toro, estaba cubierta de hormigas. Una gran colonia de hormigas del género *Pseudomymex* habitaba en la parte interna de las espinas agrandadas de la planta, cuyo interior blando y carnoso se extrae con facilidad para crear un refugio (**FIGURA E26-2**).

Con el fin de averiguar cuál es la importancia de las hormigas para el árbol, Janzen comenzó a quitar las espinas a mano hasta que encontró y arrancó la espina que alojaba a la hormiga reina, con lo cual destruyó la colonia. Más tarde, Janzen recurrió a métodos más eficientes, aunque peligrosos: utilizó un insecticida para eliminar todas las hormigas de un gran grupo de acacias. El veneno dejó intactas las acacias, Janzen enfermó por causa de él y todas las hormigas murieron. Menos de un año después de rociar el insecticida, Janzen encontró que todas las acacias habían muerto, consumidas por los insectos y otros herbívoros y faltas de sol debido a la sombra de otras plantas competidoras. En el terreno en torno a los árboles, que normalmente las hormigas mantenían podado, la vegetación había crecido demasiado. Al parecer, los árboles dependían de las hormigas residentes en ellos para su supervivencia.

Para saber si las hormigas podían sobrevivir lejos del árbol, Janzen retiró con cuidado todas las espinas habitadas por hormigas de 100 árboles de acacia, sufriendo numerosas picaduras mientras lo hacía. Janzen alojó cada colonia de hormigas en un frasco provisto de vegetación local distinta de las acacias y de insectos para servir de alimento. Todas las colonias de hormigas murieron de inanición. Al examinar detenidamente las acacias, Janzen encontró unas estructuras hinchadas llenas de jarabe dulce en la base de las hojas, así como unas cápsulas ricas en proteína en sus puntas (figura E26-2, imagen en recuadro). Estos dos materiales juntos proveen a las hormigas una dieta equilibrada.

Los experimentos de Janzen sugieren claramente que estas especies de hormigas y acacias tienen una relación mutualista obligada: ninguna de ellas sobrevive sin la otra. Desde luego, fueron necesarias más observaciones para respaldar esta hipótesis. El hecho de que las hormigas murieran de inanición en los frascos de Janzen no descarta la posibilidad de que sobrevivan satisfactoriamente en otro lugar; pero, de hecho, nunca se ha encontrado esta especie de hormigas llevando una vida independiente. De manera similar, nunca se ha visto una acacia cuerno de toro sin su colonia residente de hormigas. Fue así como una observación fortuita seguida de una investigación minuciosa permitió descubrir una importante asociación mutualista.



FIGURA E26-2 Una relación mutualista
Las hojas de ciertas acacias producen cápsulas amarillas ricas en proteína que se encuentran en sus puntas. Estas cápsulas sirven de alimento a las hormigas que residen en la planta. (Imagen en recuadro). Un agujero de la espina agrandada de la acacia cuerno de toro sirve de albergue a los integrantes de la colonia de hormigas. La hormiga que entra en la espina lleva una cápsula de alimento producida por la acacia. La colonia invade más espinas a medida que crece.

26.5 ¿CÓMO INFLUYEN LAS ESPECIES CLAVE EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD?

En algunas comunidades, una cierta especie, llamada **especie clave**, desempeña un papel fundamental en la determinación de la estructura de la comunidad, un papel desproporcionado en relación con su presencia en la comunidad. La eliminación de la especie clave altera drásticamente la comunidad. Por ejemplo, en 1969 Robert Paine, un ecologista de la Universidad de Washington, retiró las estrellas de mar depredadoras *Pisaster* (**FIGURA 26-14a**) de algunas secciones de la costa intermareal rocosa de Washington. Los mejillones, unos moluscos bivalvos que son una presa favorita de las estrellas *Pisaster*, llegaron a ser tan abundantes que expulsaron por competencia a las algas y otros invertebrados que normalmente coexisten en las comunidades intermareales. Otro invertebrado marino, la langosta, es una especie clave cerca de la costa oriental de Canadá. La pesca excesiva de langosta permitió que los erizos, que son presa de la langosta, aumentaran en número. La explosión de la población de erizos de mar eliminó casi en su totalidad ciertos tipos de algas que les sirven de alimento y dejó grandes extensiones de roca desnuda donde alguna vez existió una comunidad muy variada. La nutria marina parece ser una especie clave a lo largo de la costa occidental de Alaska. Alrededor de 1990, los observadores notaron una alarmante declinación en el número de nutrias, lo que dio por resultado un incremento en las poblaciones de erizos marinos que eran sus presas. Esto condujo a la sobreex-

plotación por parte de los erizos de los bosques de algas que proveen un hábitat submarino esencial para una gran variedad de especies marinas. ¿Qué acabó con las nutrias? Las orcas, que antes se alimentaban primordialmente de focas y leones marinos, comenzaron a alimentarse cada vez más de nutrias marinas, conforme desaparecían sus presas de costumbre. Los científicos piensan que las poblaciones de focas y de leones marinos declinaron como resultado de la pesca excesiva de los humanos en el Pacífico Norte, reduciendo el abasto de alimento de estos comedores de pescado. En la sabana africana, el elefante africano es un depredador clave. Al alimentarse de árboles pequeños y arbustos, los elefantes impiden que los bosques invadan la sabana y contribuyen a conservar la comunidad de los pastizales (**FIGURA 26-14b**). En el capítulo 30 aprenderás más acerca de otra especie clave: el lobo.

Es difícil identificar las especies clave, porque para ello habría que retirar selectivamente la especie y estudiar la comunidad durante varios años antes y después de su remoción. Sin embargo, muchos estudios ecológicos, que se han realizado desde que se introdujo el concepto, prueban que las especies clave son importantes en una extensa variedad de comunidades. ¿Por qué es conveniente estudiar las especies clave? A medida que las actividades humanas violan los ecosistemas naturales, resulta cada vez más urgente comprender las interacciones en la comunidad y preservar las especies que son cruciales para el mantenimiento de la comunidad natural.

26.6 SUCESIÓN: ¿CÓMO CAMBIA UNA COMUNIDAD A TRAVÉS DEL TIEMPO?

En un ecosistema terrestre maduro, las poblaciones que constituyen la comunidad interactúan unas con otras y con su entorno inanimado en formas complejas. Pero esta enmarañada red de vida no surgió totalmente formada de la roca desnuda o del suelo llano, sino que emergió en etapas a lo largo de mucho tiempo, por un proceso denominado sucesión. La **sucesión** es un cambio estructural de una comunidad y de su ambiente inanimado al paso del tiempo. Es una especie de "relevo de la comunidad" en el que los conjuntos de plantas y animales toman el lugar unos de otros en una secuencia que es predecible hasta cierto punto.

La sucesión va precedida por una **perturbación**, un evento que desorganiza el ecosistema alterando ya sea su comunidad, su estructura abiótica o ambas. En el caso de la sucesión primaria, la perturbación puede ser un glaciar que erosiona el paisaje para dejar la roca desnuda o un volcán que cubre un ecosistema con nuevas rocas o que da origen a una isla (**FIGURA 26-15a**). En la sucesión secundaria, la perturbación es mucho más limitada. Por ejemplo, los castores, los deslizamientos de tierra o la acción humana pueden producir diques que obstruyen el paso de corrientes, haciendo que se formen pantanos, estanques o lagos. Un deslizamiento de tierra o avalancha podría arrasar los árboles de la ladera de una montaña. El fuego es otra perturbación común. Las erupciones volcánicas, como en el caso del monte Santa Helena, dejan tras de sí un ambiente rico en nutrimentos que alienta la rápida invasión de nuevas formas de vida (**FIGURA 26-15b**). Los incendios forestales, aunque destruyen una comunidad existente, también liberan nutrimentos y crean condiciones favorables para una rápida sucesión (**FIGURA 26-15c**).

Los cambios precisos que ocurren durante la sucesión son tan variados como los ambientes en los que se lleva a cabo, pero podemos reconocer ciertas etapas de carácter general. En cada caso, inician la sucesión unas cuantas plantas invasoras resistentes llamadas **pioneras**, las cuales alteran el ecosistema en formas que favorecen a plantas competidoras, que gradualmente las desplazan. Si nada la perturba, la sucesión prosigue hasta formar una **comunidad clímax**. De manera alternativa, las perturbaciones recurrentes mantienen muchas comunidades en etapas de **subclímax**. En nuestro análisis de la sucesión concentraremos nuestra atención en las comunidades vegetales, que dominan el paisaje y proveen tanto alimento como un hábitat para los animales.

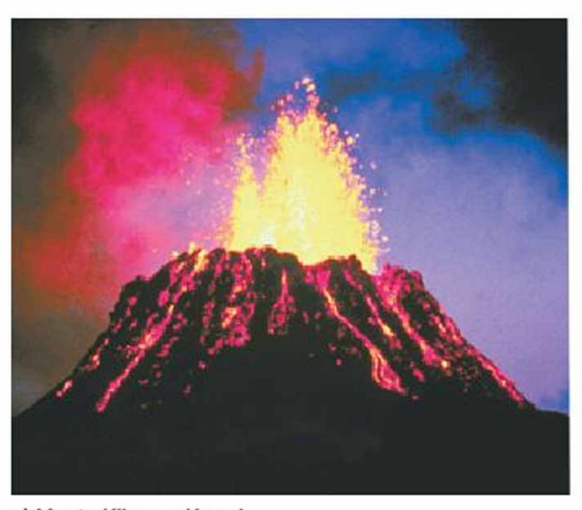
Existen dos formas principales de sucesión: primaria y secundaria

La sucesión adopta dos formas principales: primaria y secundaria. Durante la **sucesión primaria** una comunidad coloniza poco a poco la roca desnuda, la arena o un estanque glacial limpio donde no hay rastro de una comunidad anterior. La generación de una comunidad "desde cero" es un proceso que por lo regular toma miles o incluso decenas de miles de años. Durante la **sucesión secundaria** se desarrolla una nueva comunidad después de que un ecosistema existente ha sido alterado de forma que deja rastros de una comunidad anterior, como el suelo y las semillas. Por esta razón, la sucesión secundaria se lleva a cabo mucho más rápidamente que la sucesión primaria: tarda unos cuantos siglos. En los siguientes ejemplos examinaremos estos procesos con mayor detalle.

La sucesión primaria comienza en la roca desnuda

La **FIGURA 26-16** ilustra la sucesión primaria en Isle Royale, Michigan, una isla del lago Superior. La roca desnuda, como la que deja expuesta un glaciar que retrocede, libera nutrimentos minerales por *meteorización*. La meteorización permite la formación de fisuras en la roca debido a la contracción y expansión alternadas que provocan los ciclos de congelación y descongelación. La acción química, como la lluvia ácida, destruye aún más la superficie.

La roca erosionada ofrece a los líquenes, una especie pionera, un lugar de fijación donde no hay competidores y sí luz solar en abundancia. Los líquenes llevan a cabo la fotosíntesis y obtienen minerales disolviendo parte de la roca con un ácido que secretan. Conforme los líquenes pioneros se extienden sobre la roca, musgos amantes del sol y resistentes a la sequía comienzan a crecer en las grietas. Fortalecido por los nutrimentos liberados por los líquenes, el musgo forma un tapete denso que atrapa polvo, partículas de roca diminutas y fragmentos de residuos orgánicos. Termina por cubrir y exterminar a los líquenes que permitieron su crecimiento. Conforme algunos musgos mueren cada año, sus cuerpos agregan elementos a una creciente base de nutrimentos, mientras el tapete de musgo vivo actúa como una esponja que atrapa humedad. Dentro del musgo germinan las semillas de plantas más grandes, como la campánula y la milenrama. Más tarde, estas plantas mueren y sus cuerpos se suman a una capa de suelo cada vez más espesa. Después, arbustos leñosos como el arándano y el enebro aprovechan el suelo recién formado, y el musgo y los líquenes que sobreviven quedan cubiertos por su sombra y sepultados bajo una capa de hojas y vegetación en descomposición. Con el tiempo, árboles como el pino, la




a) Monte Kilauea, Hawai




b) Monte Santa Helena, estado de Washington




c) Yellowstone, Wyoming

FIGURA 26-15 La sucesión en curso
Estos pares de fotografías ilustran la sucesión primaria y secundaria. ***a)*** Sucesión primaria. Izquierda: El volcán hawaiano Kilauea ha hecho erupción en repetidas ocasiones desde 1983, lanzando ríos de lava sobre los campos circundantes. Derecha: Un helecho pionero echa raíces en la lava endurecida. ***b)*** Sucesión secundaria. Izquierda: El 18 de mayo de 1980, la explosión del monte Santa Helena en el estado de Washington devastó el ecosistema de bosque de pinos de sus laderas. Derecha: Veinte años después, la vida abunda en el paisaje que en un tiempo fue estéril. Puesto que aún hay restos del antiguo ecosistema, éste es un ejemplo de sucesión secundaria. ***c)*** Sucesión secundaria. Izquierda: En el verano de 1988, grandes incendios arrasaron los bosques del Parque Nacional Yellowstone, en Wyoming. Derecha: Árboles y plantas con flor prosperan bajo la luz del sol, y las poblaciones de vida silvestre se recuperan conforme se produce la sucesión secundaria. **PREGUNTA: La gente ha combatido los incendios durante décadas. ¿Cuáles son las implicaciones del combate al fuego para los ecosistemas forestales y la sucesión?**

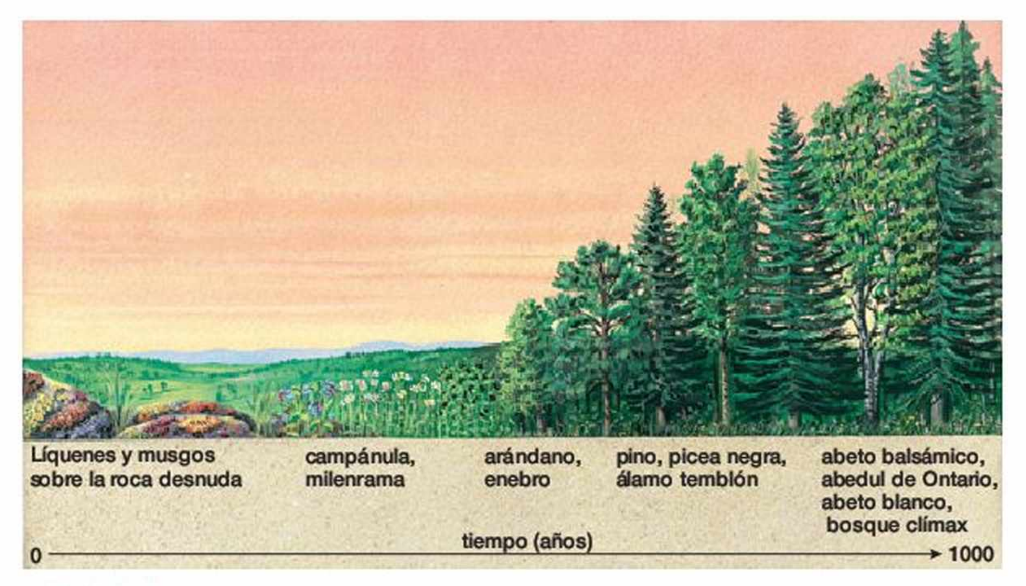


FIGURA 26-16 Sucesión primaria
Aquí se muestra la sucesión primaria que se lleva a cabo sobre la roca desnuda en el norte de Michigan.

picea azul y el álamo temblón arraigan en las grietas más grandes y los arbustos amantes del sol quedan cubiertos por su sombra. Dentro del bosque prosperan las plantas de semilla de árboles más altos o de crecimiento más rápido, como el abeto balsámico, el abedul de Ontario y el abeto blanco. Con el tiempo, estos árboles se elevan por encima de los árboles originales —que son intolerantes a la sombra— y toman su lugar. Al cabo de mil años o más, un bosque clímax alto prospera en lo que alguna vez fue roca desnuda.

Una granja abandonada experimenta sucesión secundaria

La **FIGURA 26-17** ilustra la sucesión secundaria en una granja abandonada del sudeste de Estados Unidos. Las especies pioneras son malezas anuales de rápido crecimiento como el garranchuelo, la ambrosía y la acedera, que arraigan en el rico suelo que ya está presente y prosperan bajo la luz directa del sol. Por lo general, producen grandes cantidades de semillas que se dispersan fácilmente y les ayudan a colonizar espacios abiertos, pero no compiten contra las especies de larga vida (perennes) que crecen poco a poco y brindan sombra a las pioneras. Algunos años más tarde, invaden el terreno plantas perennes como los ásteres, la vara de oro, el pasto retama y arbustos leñosos como la zarzamora. Estas plantas se multiplican rápidamente y predominan durante varias décadas. Con el tiempo, toman su lugar pinos y árboles caducifolios de rápido crecimiento, como el tulipero de Virginia y el liquidámbar, que brotan de semillas arrastradas por el viento. Estos árboles destacan al cabo de unos 25 años, y un bosque de pinos domina el campo durante el resto del primer siglo. Mientras tanto, árboles de madera dura resistentes a la sombra y de crecimiento lento, como el roble y el nogal americano, arraigan debajo de los pinos. Pasado el primer siglo, estos árboles



FIGURA 26-17 Sucesión secundaria
Aquí se muestra la sucesión secundaria que se lleva a cabo en un campo agrícola arado y abandonado del sudeste de Estados Unidos.

comienzan a sobresalir y a dar sombra a los pinos, que terminan por morir por falta de luz solar. Para finales del segundo siglo se tiene un bosque de clímax relativamente estable, dominado por el roble y el nogal americano.

También hay sucesión en los estanques y lagos

En los estanques o lagos de agua dulce, la sucesión ocurre a consecuencia de cambios dentro del cuerpo de agua y también como resultado de la entrada de nutrimentos desde el exterior del ecosistema. Los sedimentos y nutrimentos que introduce el agua que escurre del terreno circundante tienen efectos particularmente notables en los pequeños lagos, estanques y pantanos de agua dulce, que poco a poco experimentan una sucesión hasta transformarse en terrenos secos (**FIGURA 26-18**). En los bosques, los lagos que experimentan sucesión llegan a formar praderas. A medida que el lago se rellena a partir de los bordes, los pastos colonizan el suelo recién expuesto. Conforme el lago se encoge y la pradera se extiende, los árboles invaden el terreno en torno a los bordes de la pradera. Si regresamos a un lago forestal 20 años después de una primera visita, probablemente lo encontraríamos un poco más pequeño.

La sucesión culmina en la comunidad clímax

La sucesión termina con una comunidad clímax relativamente estable, que subsiste por sí misma si no es perturbada por fuerzas externas (como incendios, invasión de una especie introducida o actividades humanas). Las poblaciones de una comunidad clímax tienen nichos ecológicos que les permiten coexistir sin sustituirse unas por otras. En general, las comunidades clímax tienen más especies y más tipos de interacción que las etapas más tempranas de la sucesión. Las especies vegetales que predominan en las comunidades clímax son en general más longevas y tienden a ser más grandes que las especies pioneras; esta tendencia es particularmente evidente en los ecosistemas donde el bosque es la comunidad clímax.

Es probable que al viajar hayamos advertido que el tipo de comunidad clímax varía notablemente de una región a la siguiente. Por ejemplo, al recorrer el estado de Colorado, se observa una comunidad clímax de pradera de pastos cortos en las llanuras orientales (en las escasas zonas donde no ha sido sustituida por fincas agrícolas), bosques de pinos y piceas en las montañas, tundra en las partes más altas y una comunidad clímax dominada por la artemisa en los valles occidentales. La naturaleza exacta de la comunidad clímax está determinada por numerosas variables geológicas y climáticas que incluyen la temperatura, la precipitación pluvial, la altura, la latitud, el tipo de roca (que determina la clase de nutrimentos disponibles) y la exposición al sol y al viento. Los sucesos naturales, como los huracanes, las avalanchas y los incendios iniciados por los relámpagos pueden destruir secciones de un bosque clímax; en tal caso se reinicia la sucesión secundaria y se crea un mosaico de diversas etapas de sucesión dentro de un ecosistema.

En muchos bosques de Estados Unidos los guardabosques están permitiendo que los incendios iniciados por los relámpagos sigan su curso, al reconocer que este proceso natural es importante para el mantenimiento del ecosistema en su totalidad. Los incendios liberan nutrimentos que utilizan las plantas; además, matan algunos de los árboles que envuelven en llamas, aunque habitualmente no todos, con lo cual la luz solar llega al piso del bosque y estimula el crecimiento de *plantas de subclímax*, que pertenecen a una etapa de sucesión más temprana que la etapa de clímax. La combinación de regiones de clímax y subclímax dentro del ecosistema crea nuevos hábitat para un número más grande de especies.

Las actividades humanas pueden alterar notablemente la vegetación de clímax. Grandes extensiones de pastizales de la zona occidental de Estados Unidos, por ejemplo, están dominadas actualmente por la artemisa como resultado del pastoreo excesivo. El pasto que comúnmente gana la partida a la artemisa es consumido selectivamente por el ganado, lo que permite que la artemisa prospere.

Algunos ecosistemas se mantienen en un estado de subclímax

A ciertos ecosistemas no se les permite alcanzar la etapa de clímax, sino que se les mantiene en una etapa de subclímax. La pradera de pastos altos, que alguna vez cubrió el norte de Missouri e Illinois, es un subclímax de un ecosistema cuya comunidad clímax es de bosque caducifolio. La pradera se conservaba mediante incendios periódicos, algunos iniciados por los relámpagos y otros encendidos deliberadamente por los indígenas con el fin de aumentar las tierras de pastoreo para los búfalos. Ahora el bosque invade los pastizales, y se mantienen reservas limitadas de pradera mediante quemas cuidadosamente reguladas.

La agricultura también depende del mantenimiento artificial de comunidades subclímax elegidas cuidadosamente. Las gramíneas forman pastos especializados característicos de las etapas iniciales de la sucesión, y se invierte mucha energía



a)



b)

FIGURA 26-18 Sucesión en un estanque de agua dulce

En los estanques pequeños los materiales que entran provenientes del entorno aceleran la sucesión. ***a)*** En este pequeño estanque los minerales disueltos arrastrados por el agua que escurre de los alrededores sostienen las plantas acuáticas, cuyas semillas o esporas fueron transportadas por los vientos o por aves y otros animales. ***b)*** Al paso del tiempo, los cuerpos en descomposición de las plantas acuáticas forman el suelo que sirve de anclaje a más plantas terrestres. Por último, el estanque se transforma totalmente en terreno seco.

en impedir que los competidores (malezas y arbustos) se apoderen del terreno. El césped suburbano es un ecosistema de subclímax que se conserva con mucho esfuerzo. La poda (una perturbación) destruye los invasores leñosos, y los herbicidas que muchos propietarios aplican, matan selectivamente a plantas pioneras como el garranchuelo y el diente de león.

Estudiar la sucesión es estudiar las variaciones que las comunidades sufren al paso del tiempo. En las comunidades clímax que se forman durante la sucesión influyen fuertemente el clima y la geografía, esto es, la distribución de los ecosistemas en el espacio. Los desiertos, los pastizales y los bosques caducifolios son comunidades clímax que se han formado en amplias regiones geográficas con condiciones ambientales similares. Estas zonas extensas de comunidades vegetales características se llaman **biomas**. Aunque las comunidades comprendidas en los diversos biomas difieren radicalmente en cuanto a los tipos de poblaciones que sostienen, las comunidades de todo el mundo están estructuradas con arreglo a ciertas reglas de carácter general. En los siguientes capítulos se describen estos principios de la estructura de los ecosistemas, así como algunos de los grandes biomas del mundo.

CONEXIONES EVOLUTIVAS

¿El camuflaje es capaz de dividir una especie?

El insecto conocido como insecto palo tiene un nombre adecuado; su cuerpo largo y camuflado se combina hermosamente con las plantas de las que se alimenta para esconderse de los pájaros y las lagartijas depredadores. En las montañas de Santa Inés en California, una sola especie de insecto palo (*Timena cristinae*) exhibe dos coloraciones distintas y genéticamente determinadas: verde con una raya blanca y verde uniforme. La investigadora Cristina Sandoval encontró que la forma rayada se oculta más a menudo en los arbustos de chamizo, de los que se alimenta y donde casi desaparece entre las hojas con forma de aguja (FIGURA 26-19, arriba). En contraste, la investigadora encontró que la forma con color verde uniforme se alimenta casi por completo de lila azul silvestre (FIGURA 26-19, abajo), camuflada entre las hojas de color verde intenso de las lilas.

Los pájaros y las lagartijas comen vorazmente insectos palo de uno y otro color. Por consiguiente, las formas rayadas que prefieren hojas rayadas estarán mejor camufladas, lo que les permite sobrevivir para reproducirse y transmitir su preferencia por tales plantas a su descendencia. Los insectos palo de color verde uniforme que prefieren hojas de color verde intenso tendrán una ventaja de supervivencia similar. Sandoval y sus colaboradores de la Universidad Simon Frazer, en Canadá, llevaron ambas formas de insectos al laboratorio y les permitieron aparearse. Observaron que los insectos palo de los chamizos preferían aparearse con ejemplares de su mismo tipo; de igual forma, los insectos palo de las lilas tendían a aparearse con sus semejantes. Esto indica que la selección natural ha favorecido las diferencias de comportamiento (así como las de color) que acompañan a las preferencias de alimento. El apareamiento selectivo garantiza que la descendencia se parecerá a las plantas que han servido de huéspedes a los progenitores. Aunque insectos palo de distinto color aún son capaces de cruzarse, los científicos piensan que están presenciando las etapas iniciales de la división de una especie. Los rasgos heredados que hacen que insectos de colores diferentes se parezcan y prefieran comer una especie particular de planta crean un tipo de *aislamiento ecológico* (descrito en el capítulo 16), en el que es poco probable que individuos de colores distintos se encuentren y se apareen. Esto crea el marco para una divergencia ulterior de rasgos físicos y de comportamiento en tanto que las dos formas encuentran diferentes presiones selectivas con base en su preferencia por distintas plantas.





FIGURA 26-19 Variantes de color de los insectos palo prefieren distintas plantas
(arriba) La forma rayada del insecto palo se oculta bien entre las hojas con forma de aguja de su alimento preferido, los arbustos de chamizo. **(abajo)** La versión de color uniforme de la misma especie combina bien con las hojas de la lila silvestre, que prefiere como alimento. Esta fotografía muestra una pareja. En el laboratorio los insectos prefirieron aparearse con individuos de su mismo color.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

LA INVASIÓN DEL MEJILLÓN CEBRA



Aproximadamente cinco años después del arribo del mejillón cebra, los científicos vieron complacidos que una esponja nativa crecía encima de los mejillones. Tanto las esponjas como los mejillones obtienen su alimento filtrando agua y recogiendo las algas microscópicas, de manera que estas especies compiten entre sí por el alimento. En ciertas zonas de estudio el número de mejillones ha disminuido, en parte por haber sido sofocados por las esponjas y en parte porque han servido de alimento a otra especie exótica: el gobio redondo. En 1990 un biólogo de la Universidad de Michigan descubrió un gobio redondo en el río Saint Clair. El gobio llegó probablemente por la misma vía que el mejillón, procedente de su hogar en el sudeste de Europa. Al reconocer a una de sus presas favoritas, este depredador de 12 centímetros de largo comenzó de inmediato a darse un festín con los mejillones cebra pequeños y a expandir sus dominios hacia zonas que ya habían sido invadidas por los mejillones; actualmente hay gobios en los cinco Grandes Lagos.

¿Es ésta una solución accidental al problema de los mejillones? No, por desgracia. Los gobios ignoran a los mejillones cebra más grandes, los que, por lo tanto, siguen reproduciéndose. Además, los gobios no son exigentes en cuanto a su alimento. Además de los mejillones, devoran los huevecillos y las crías de cualquier otro pez presente en su hábitat, por ejemplo, la lobina de boca pequeña, el lucioperca, la perca y el coto espinoso. Ahora, los investigadores estudian formas de contener la propagación del gobio hacia el río Mississippi. Mientras tanto, los mejillones cebra están invadiendo nuevos canales.

Piensa en esto Aunque el gobio redondo se introdujo accidentalmente, se han importado algunos depredadores exóticos para combatir las plagas invasoras, y algunos funcionarios incluso han propuesto importar depredadores no nativos para controlar especies autóctonas que constituyen una plaga, como los saltamontes. Analiza las implicaciones de importar tales "controles biológicos" para las comunidades ecológicas y para las especies nativas. Describe los tipos de estudios que deberían realizarse antes de importar cualquier nuevo depredador.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

26.1 ¿Por qué son importantes las interacciones de la comunidad?

Las interacciones de la comunidad influyen en el tamaño de las poblaciones, en tanto que las poblaciones que interactúan dentro de las comunidades actúan como agentes de selección natural. Por consiguiente, las interacciones de la comunidad también moldean el cuerpo y los comportamientos de las poblaciones que interactúan.

26.2 ¿Cuál es la relación entre el nicho ecológico y la competencia?

El nicho ecológico define todos los aspectos del hábitat y de las interacciones de una especie con sus ambientes animado e inanimado. Cada especie ocupa un nicho ecológico único. La competencia interespecífica se presenta cuando se traslapan los nichos de dos poblaciones dentro de una comunidad. Cuando se obliga a dos especies con el mismo nicho a ocupar el mismo nicho ecológico en condiciones de laboratorio, una de las especies vence siempre a la otra en la competencia. Las especies de las comunidades naturales han evolucionado en formas que evitan la superposición excesiva de sus nichos, con adaptaciones de comportamiento y físicas que permiten la partición de recursos. La competencia interespecífica limita el tamaño y la distribución de las poblaciones en competencia. La competencia intraespecífica es la más intensa porque individuos de la misma especie ocupan el mismo nicho ecológico. La competencia de ambos tipos ejerce controles dependientes de la densidad sobre el crecimiento de la población.

Web tutorial 27.1 Exclusión competitiva y partición de recursos

26.3 ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre los depredadores y sus presas?

Los depredadores se alimentan de otros organismos y, en general, son más grandes y menos abundantes que sus presas. Los depredadores y las presas actúan como poderosos agentes de selección natural unos sobre los otros. Los animales presa han desarrollado diversas coloraciones protectoras que les permiten pasar desapercibidos (camuflaje) o alarmar (coloración de sobresalto) a sus depredadores. Algunas presas son venenosas y presentan una coloración de advertencia que les permite ser reconocidos de inmediato y evitados por los depredadores. La situación en la que un animal ha evolucionado hasta parecerse a otro se llama mimetismo. Tanto los depredadores como las presas utilizan diversas sustancias tóxicas para el ataque y la defensa. Las plantas que son presa de los depredadores han perfeccionado complejas defensas que incluyen desde venenos hasta espinas y una dureza general. Estas defensas, a la vez, han provocado la selección de depredadores capaces de eliminar la toxicidad de los venenos, pasar por alto las espinas y triturar los tejidos duros.

26.4 ¿Qué es la simbiosis?

Las relaciones simbióticas se dan entre dos especies que interactúan estrechamente durante un lapso prolongado e incluyen el parasitismo, el comensalismo y el mutualismo. En el parasitismo, un organismo llamado parásito se alimenta a costa de un huésped más grande y menos abundante, al que normalmente causa daño, pero no mata de inmediato. En el comensalismo una especie obtiene ventajas, que por lo regular consisten en encontrar alimento con más facilidad en presencia de la otra especie, a la cual no le afecta la asociación. El mutualismo es provechoso para ambas especies simbióticas.

26.5 ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura de la comunidad?

Las especies clave ejercen más influencia en la estructura de la comunidad que la predecible en función de su número. Por ejemplo, si el elefante africano llegara a estar en peligro de extinción, los pastizales de África en los que habita actualmente podrían convertirse en bosques.

Web tutorial 27.2 La importancia de las especies clave

26.6 Sucesión: ¿Cómo cambia una comunidad a través del tiempo?

La sucesión es un cambio paulatino, al paso del tiempo, de los tipos de poblaciones que constituyen una comunidad. La sucesión primaria, que tarda miles de años, se lleva a cabo donde no existen

restos de una comunidad anterior (como en la roca que ha dejado desnuda un glaciar o la que se ha formado al enfriarse la lava fundida, en una duna de arena o en un lago glacial recién formado). La sucesión secundaria se produce con mayor rapidez, porque aprovecha los restos de una comunidad destruida, como un campo abandonado o un terreno donde ha ocurrido un incendio. La sucesión secundaria en tierra se inicia con plantas pioneras de fácil dispersión y rápido crecimiento, que con el tiempo son sustituidas por especies más longevas, generalmente más grandes y más tolerantes a la sombra. La sucesión continua culmina en una comunidad clímax, que tiende a persistir por sí sola a menos que actúen sobre ella fuerzas externas, como un incendio o las actividades humanas. Ciertos ecosistemas, como la pradera de pastos altos y los campos agrícolas, se mantienen en etapas relativamente tempranas de la sucesión por medio de perturbaciones periódicas.

Web tutorial 27.3 Sucesión primaria

TÉRMINOS CLAVE

bioma *pág. 542*
camuflaje *pág. 531*
coevolución *pág. 526*
coloración de advertencia *pág. 532*
coloración de sobresalto *pág. 532*
comensalismo *pág. 535*
competencia *pág. 526*
competencia interespecífica *pág. 526*
competencia intraespecífica *pág. 528*
comunidad *pág. 526*
comunidad clímax *pág. 538*
especie clave *pág. 537*
especie invasora *pág. 529*
herbívoro *pág. 528*
mimetismo *pág. 532*
mimetismo agresivo *pág. 534*
mutualismo *pág. 535*
nicho ecológico *pág. 526*
parásito *pág. 535*
partición de recursos *pág. 527*
perturbación *pág. 538*
pionero *pág. 538*
principio de exclusión competitiva *pág. 527*
simbiosis *pág. 535*
subclímax *pág. 538*
sucesión *pág. 538*
sucesión primaria *pág. 538*
sucesión secundaria *pág. 538*
zona intermareal o intermareas *pág. 528*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Define el concepto de *comunidad* ecológica y menciona tres tipos importantes de interacciones en la comunidad.
2. Describe cuatro medios muy diferentes que permiten a plantas y animales específicos evitar servir de alimento. En cada caso describe una adaptación que podría surgir en los depredadores de estas especies para vencer sus defensas.
3. Menciona dos tipos importantes de simbiosis; defínelos y cita un ejemplo de cada uno.
4. ¿Qué tipo de sucesión tendría lugar en un terreno desmontado (una región donde se han eliminado todos los árboles talándolos) de un bosque nacional y por qué?
5. Cita dos comunidades subclímax y dos comunidades clímax. ¿En qué aspectos difieren?
6. Define la *sucesión* y explica por qué ocurre.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Algunos ecologistas consideran a los animales herbívoros que comen semillas como depredadores de plantas y a los animales herbívoros que comen hojas, como parásitos de plantas. Comenta acerca de la validez de este esquema de clasificación.
2. Un ecologista de visita en una isla encuentra dos especies de aves estrechamente emparentadas, una de las cuales tiene el pico un poco más grande que la otra. Interpreta este descubrimiento con respecto al principio de exclusión competitiva y al nicho ecológico y explica ambos conceptos.
3. Reflexiona sobre el caso del pez rana camuflado y su presa. Mientras el pez rana reposa camuflado en el lecho del océano, agitando su señuelo, un pequeño pez se aproxima a éste y es devorado, en tanto que un pez depredador muy grande no advierte la presencia del pez rana. Describe todos los tipos posibles de interacciones en la comunidad y adaptaciones que presentan estos organismos. Recuerda que los depredadores también pueden ser presas, ¡y que las interacciones dentro de la comunidad son complejas!
4. Idea un experimento para averiguar si el canguro es una especie clave en las regiones áridas de Australia.
5. ¿Por qué es difícil estudiar la sucesión? Sugiere algunas formas de enfocar este desafío en el caso de algunos ecosistemas.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Amos, W. H. "Hawaii's Volcanic Cradle of Life". *National Geographic*, julio de 1990. Un naturalista explora la sucesión relacionada con los flujos de lava.

Enserink, M. "Biological Invaders Sweep In"; Kaiser, J. "Stemming the Tide of Invading Species"; y Malkoff, D. "Fighting Fire with Fire", *Science*, 17 de septiembre de 1999. Una serie de artículos sobre los problemas que plantean las especies invasoras.

Freindel, S. "If All the Trees Fall in the Forest…" *Discover*, diciembre de 2002. Un hongo importado responsable del añublo del castaño exterminó 3,500 millones de castaños en la década de 1920. Ahora una nueva especie invasora de hongo amenaza una variedad de árboles nativos, incluyendo robles y secuoyas.

Gutin, J. C. "Purple Passion". *Discover*, agosto de 1999. La planta invasora llamada salicaria puede crecer hasta alcanzar una altura de 3 metros. Introducida a la costa oriental de Estados Unidos hace 200 años, en la actualidad se está esparciendo rápidamente hacia el oeste, amenazando a especies nativas.

Harder, B. "Stemming the Tide". *Science News*, 13 de abril de 2002. ¿Cómo se puede evitar que el lastre de los barcos propague especies invasoras como el mejillón cebra?

Power, M. *et al*. "Challenges in the Quest for Keystones". *Bioscience*, septiembre de 1996. Una revisión exhaustiva de la importancia de las especies clave y los desafíos que implica su estudio.

Stewart, D. "Good Bugs Gone Bad". *National Wildlife*, agosto/septiembre de 2005. Un biocontrol causa estragos: la catarina asiática se come y desplaza a las catarinas nativas.

Withgott, J. "California Tries to Rub Out the Monster of the Lagoon". *Science*, 22 de marzo de 2002. Una alga tropical invasora ahora cubre áreas costeras del Mediterráneo y Australia, mientras que California intenta desesperadamente evitar que invada la costa occidental de Estados Unidos.

CAPÍTULO

27 ¿Cómo funcionan los ecosistemas?



Un oso pardo americano intercepta a un salmón en su travesía para la zona de desove que recorre en contra de la corriente de una cascada en su intento por llegar al mismo lugar donde nació hace algunos años.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: El regreso del salmón

27.1 ¿Cuáles son las trayectorias de la energía y de los nutrimentos?

27.2 ¿Cómo fluye la energía a través de las comunidades?

La energía entra en las comunidades por la vía de la fotosíntesis

La energía pasa de un nivel trófico a otro

La transferencia de energía de un nivel trófico a otro es ineficiente

Guardián de la Tierra: Las sustancias tóxicas se acumulan a lo largo de las cadenas alimentarias

27.3 ¿Cómo se desplazan los nutrimentos dentro de los ecosistemas y entre ellos?

El ciclo del carbono pasa por la atmósfera, los océanos y las comunidades

La reserva principal de nitrógeno es la atmósfera

El ciclo del fósforo carece de componentes atmosféricos

La mayor parte del agua no sufre cambios químicos durante su ciclo

27.4 ¿A qué se debe la "lluvia ácida"?

La sobrecarga de los ciclos del nitrógeno y del azufre es la causa de la lluvia ácida

La sedimentación ácida daña la vida en lagos y bosques

La Ley del Aire Limpio ha reducido significativamente las emisiones de azufre, pero no las de nitrógeno

27.5 ¿Qué provoca el calentamiento global?

La interferencia en el ciclo del carbono contribuye al calentamiento global

Los gases de invernadero retienen el calor en la atmósfera

El calentamiento global tendrá graves consecuencias

¿Cómo está respondiendo la humanidad a esta amenaza?

Guardián de la Tierra: Los polos en peligro

Enlaces con la vida: Es posible hacer una diferencia

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO El regreso del salmón



ESTUDIO DE CASO EL REGRESO DEL SALMÓN

EL SALMÓN ROJO del noroeste del Pacífico tiene un notable ciclo de vida. Los huevos eclosionan en depresiones poco profundas en el lecho de grava de una rápida corriente de agua, y los pequeños salmones siguen la trayectoria de la corriente hacia ríos de mayores dimensiones que finalmente desembocan en el océano. Al llegar a los estuarios —las zonas pantanosas donde se mezcla el agua dulce con el agua de mar—, la singular fisiología de los salmones les permite adaptarse al cambio al agua salada antes de que lleguen al mar. El bajo porcentaje de jóvenes salmones que logran evadir a los depredadores crecen hasta llegar a la adultez, alimentándose de crustáceos y de peces más pequeños. Años más tarde, sus cuerpos experimentan otra transformación. Al alcanzar la maduración sexual, un fuerte instinto —del que aún se sabe poco a pesar de varias décadas de investigación— los atrae de regreso hacia el agua dulce, pero sin dejarse llevar por una corriente o un río. Los salmones nadan a lo largo de la costa (probablemente navegando de acuerdo con el campo magnético de la Tierra) hasta que el olor único de la corriente que les sirvió de hogar los incita a nadar hacia las aguas que se encuentran tierra adentro. Luchando contra rápidas corrientes, saltando hacia arriba por pequeñas caídas de agua, ondulándose a través de bancos de arena poco profundos y evadiendo a los pescadores, llevan su preciosa carga de espermatozoides y óvulos de regreso a su hogar para reiniciar el ciclo de vida. El viaje de los peces de regreso a su lugar de nacimiento también es extraordinario en otra forma. Los nutrimentos casi siempre fluyen corriente abajo, de la tierra hacia el océano; los salmones, provistos con músculos y grasa que adquirieron alimentándose en el océano, no sólo luchan contra el flujo del río en su travesía corriente arriba; también reinvierten el desplazamiento habitual de los nutrimentos. ¿Qué les espera a los salmones al final de su travesía? ¿Cómo afecta su viaje a la red de vida corriente arriba?

27.1 ¿CUÁLES SON LAS TRAYECTORIAS DE LA ENERGÍA Y DE LOS NUTRIMENTOS?

Las actividades de la vida, desde la migración de los salmones hasta el transporte activo de moléculas a través de una membrana celular, se llevan a cabo gracias a la *energía* de la luz solar. Las moléculas de la vida se construyen a partir de componentes químicos básicos que se obtienen del medio en forma de *nutrimentos*. La energía solar que continuamente bombardea la Tierra se utiliza y se transforma mediante las reacciones químicas que alimentan la vida y termina convertida en energía calorífica que se irradia de regreso hacia el espacio. En cambio, los nutrimentos químicos permanecen en la Tierra. Aunque pueden cambiar en cuanto a su forma y su distribución, e incluso ser transportados entre diferentes ecosistemas, los nutrimentos se reciclan constantemente. Así, son dos las leyes básicas que rigen la función de los ecosistemas. La primera establece que la energía se desplaza de una comunidad a otra dentro de los ecosistemas en un flujo unidireccional continuo, por lo que es necesario reponer la energía constantemente a partir de una fuente externa: el Sol. La segunda ley señala que los nutrimentos pasan en forma continua por ciclos y se aprovechan de manera repetida dentro de los ecosistemas y entre ellos (FIGURA 27-1). Estas leyes dan forma a las complejas interacciones entre las poblaciones de los ecosistemas y entre las comunidades y su ambiente abiótico.

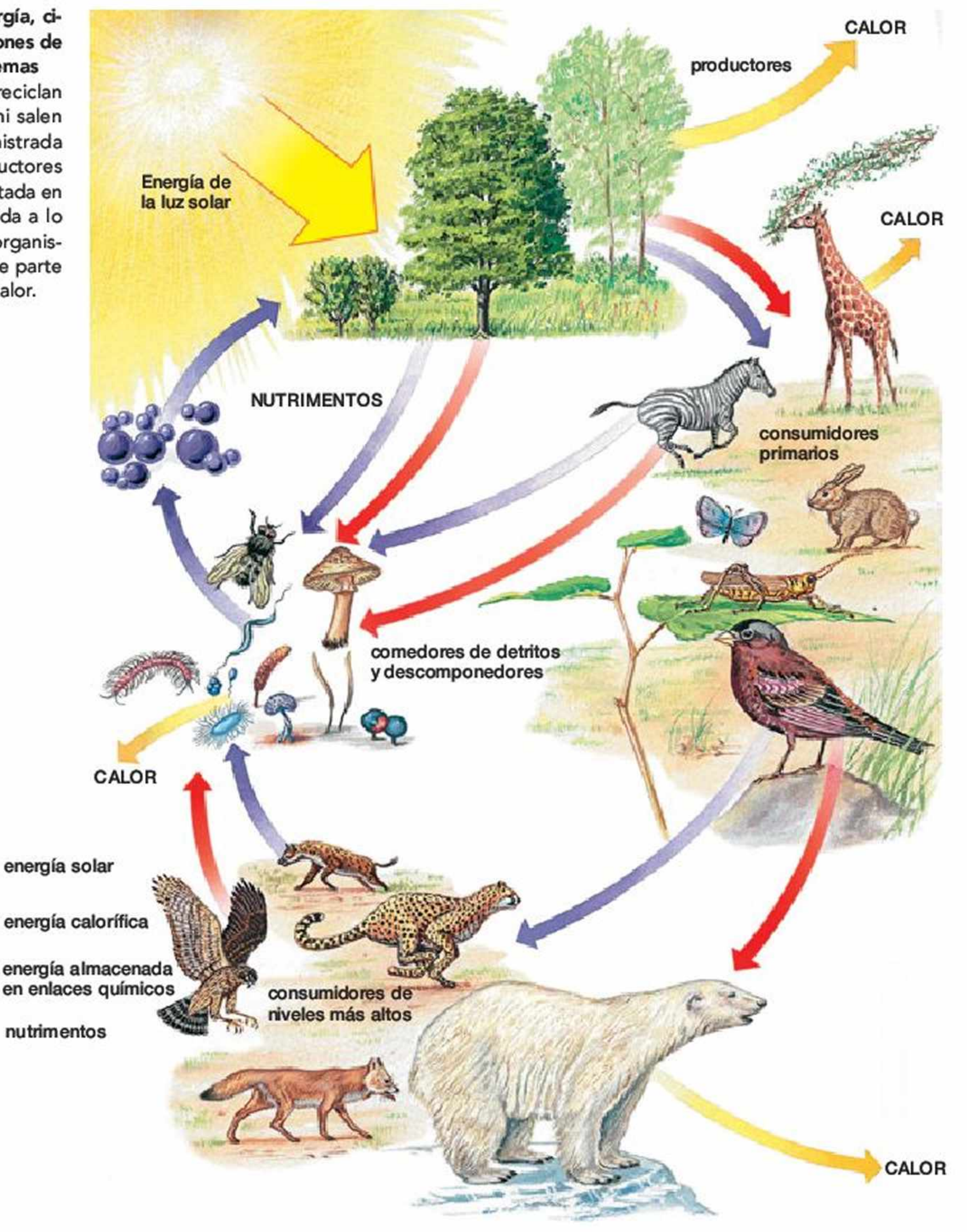


FIGURA 27-1 Flujo de energía, ciclos de nutrimentos y relaciones de alimentación en los ecosistemas Los nutrimentos, que se reciclan continuamente, no entran ni salen del ciclo. La energía, suministrada continuamente a los productores en forma de luz solar, es captada en enlaces químicos y transferida a lo largo de varios niveles de organismos. En cada nivel se pierde parte de la energía en forma de calor.

27.2 ¿CÓMO FLUYE LA ENERGÍA A TRAVÉS DE LAS COMUNIDADES?

La energía entra en las comunidades por la vía de la fotosíntesis

A 150 millones de kilómetros de distancia, el Sol fusiona átomos de hidrógeno para formar átomos de helio y libera cantidades enormes de energía. Una pequeñísima fracción de esta energía llega a la Tierra en forma de ondas electromagnéticas, que incluyen calor, luz y radiación ultravioleta. De la energía que llega, gran parte es reflejada por la atmósfera, las nubes y la superficie terrestre. La Tierra y su atmósfera absorben una cantidad aún mayor, lo que deja sólo alrededor del 1 por ciento para alimentar toda la vida. Del 1 por ciento de la energía solar que llega a la superficie terrestre en forma de luz, las plantas verdes y otros organismos fotosintéticos capturan el 3 por ciento o menos. Así pues, la vida que prolifera sobre este planeta se sostiene con menos del 0.03 por ciento de la energía que la Tierra recibe del Sol.

Durante la fotosíntesis (véase el capítulo 7) los pigmentos como la clorofila absorben longitudes de onda específicas de la luz solar. Esta energía solar se utiliza luego en reacciones que almacenan energía en enlaces químicos y producen azúcar y otras moléculas de alta energía (FIGURA 27-2). Los organismos fotosintéticos, desde los imponentes robles hasta las diatomeas unicelulares del océano, reciben el calificativo de **autótrofos** ("que se alimentan a sí mismos", en griego) o **productores**, porque producen alimento para sí mismos utilizando nutrimentos y luz solar. Al hacerlo, estos organismos, en forma directa o indirecta, también producen alimento para casi todas las demás formas de vida. Los organismos que no llevan a cabo la fotosíntesis, denominados **heterótrofos** ("que se alimentan de otros", en griego) o **consumidores**, deben obtener la energía y muchos de sus nutrimentos previamente empaquetados en las moléculas que componen el cuerpo de otros organismos.

La cantidad de vida que un ecosistema determinado puede sostener está determinada por la energía que captan los productores de ese ecosistema. La energía que los organismos fotosintéticos almacenan y ponen a disposición de otros miembros de la comunidad a lo largo de un periodo específico se denomina **productividad primaria neta**. La productividad primaria neta se mide en unidades de energía (calorías) almacenada por los autótrofos en una unidad de área específica (como metros cuadrados, acres o hectáreas) durante un lapso determinado (a menudo un año). La productividad primaria también se mide en términos de la **biomasa**, o peso seco de material orgánico almacenado por los productores que se agrega al ecosistema por unidad de área en un tiempo específico. En la productividad del ecosistema influyen muchas variables ambientales, entre ellas la cantidad de nutrimentos de la que disponen los productores, la cantidad de luz solar que reciben, la disponibilidad de agua y la temperatura. En el desierto, por ejemplo, la falta de agua limita la productividad; en alta mar, la luz es limitada en aguas profundas y los nutrimentos son escasos en las aguas superficiales. Donde los recursos son abundantes, como en los estuarios y las selvas tropicales, la productividad es alta. En la FIGURA 27-3 se muestran algunas productividades medias de diversos ecosistemas.

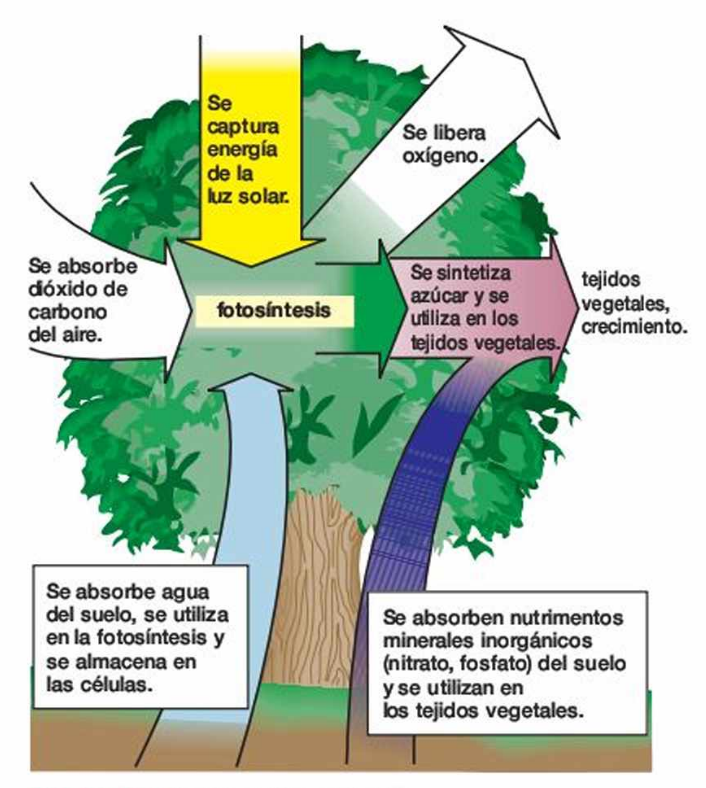


FIGURA 27-2 Productividad primaria
Los organismos fotosintéticos, que captan energía solar y adquieren nutrimentos inorgánicos a partir del ambiente, suministran toda la energía y la mayor parte de los nutrimentos a los organismos de niveles tróficos superiores.

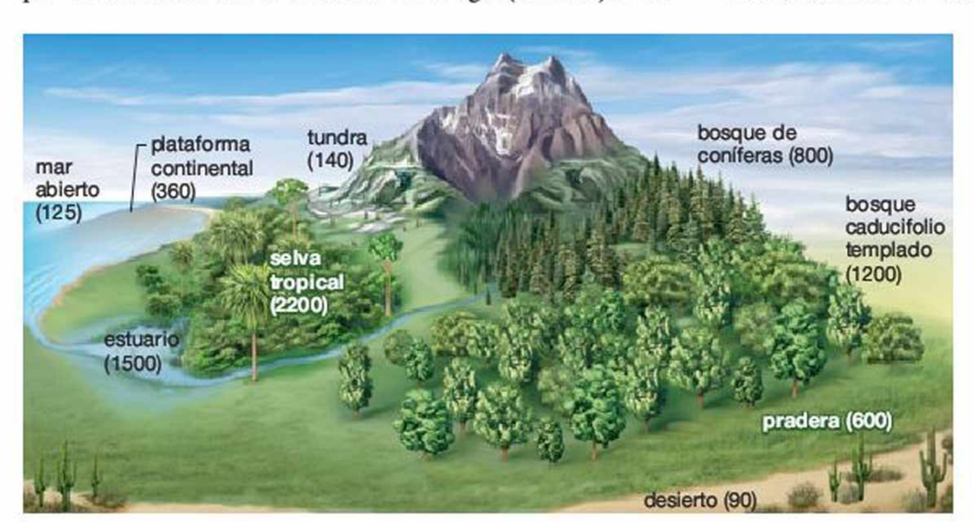


FIGURA 27-3 Comparación de la productividad de los ecosistemas
Productividad primaria neta media, en gramos de material orgánico, por metro cuadrado y por año, de algunos ecosistemas terrestres y acuáticos. Advierte las enormes diferencias de productividad entre los ecosistemas. **PREGUNTA: ¿Qué factores contribuyen a estas diferencias en la productividad?**

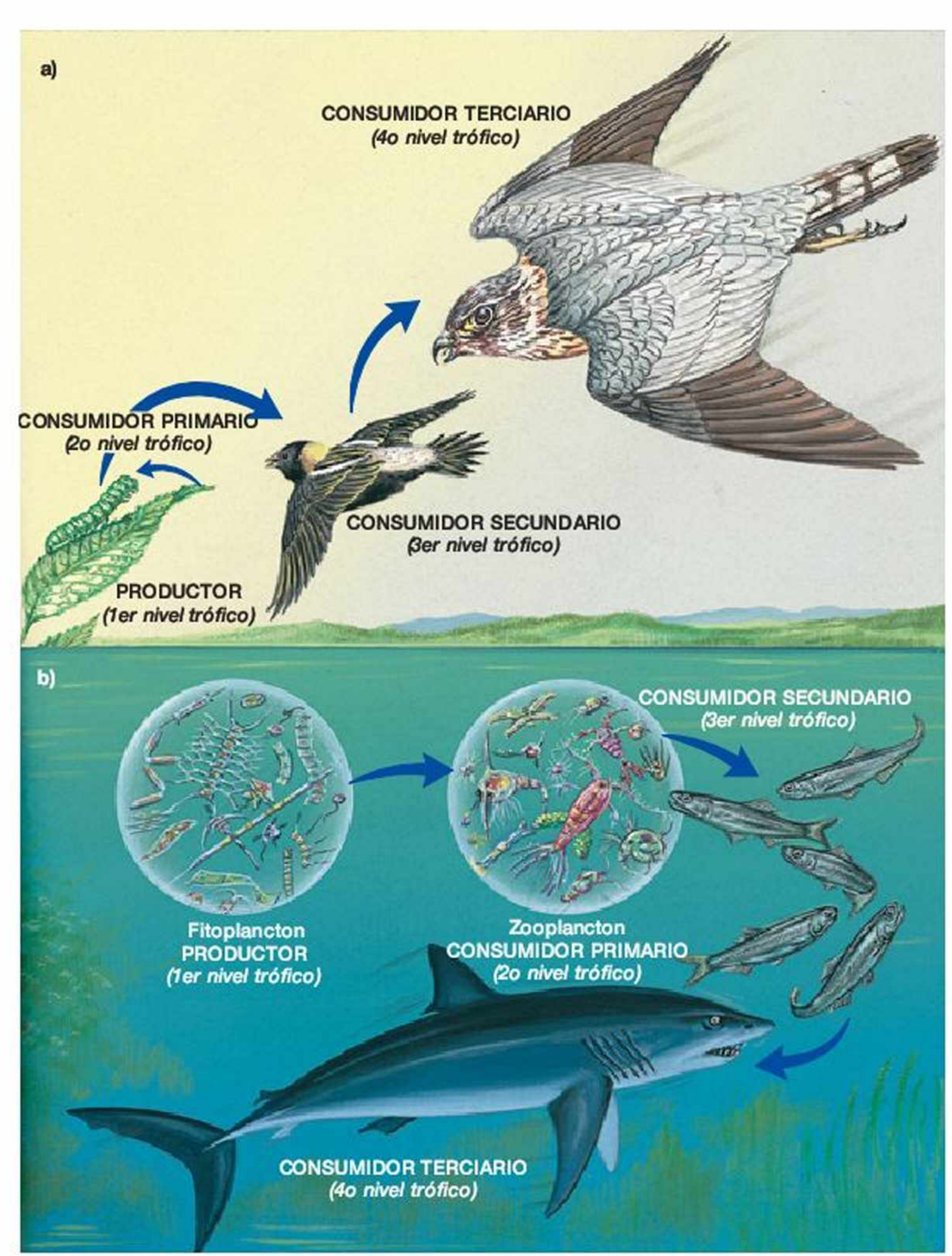


FIGURA 27-4 Cadenas alimentarias *a)* Cadena alimentaria terrestre simple. *b)* Cadena alimentaria marina simple.

La energía pasa de un nivel trófico a otro

La energía fluye a través de las comunidades a partir de los productores fotosintéticos y a lo largo de varios niveles de consumidores. Cada categoría de organismo constituye un **nivel trófico** (literalmente, "nivel de alimentación"). Los productores, desde las secuoyas hasta las cianobacterias, forman el primer nivel trófico, pues obtienen su energía directamente de la luz solar (véase la figura 27-1). Los consumidores ocupan varios niveles tróficos. Algunos de ellos se alimentan directa y exclusivamente de los productores, que son la fuente de energía viviente más abundante en cualquier ecosistema. Estos **herbívoros** ("comedores de plantas"), desde los saltamontes hasta las jirafas, también son conocidos como **consumidores primarios** y constituyen el segundo nivel trófico. Los **carnívoros** ("comedores de carne") como la araña, el águila y el lobo, son depredadores que se alimentan principalmente de consumidores primarios. Los carnívoros, llamados también **consumidores secundarios**, constituyen el tercer nivel trófico. Algunos carnívoros se alimentan en ocasiones de otros carnívoros; en esas circunstancias ocupan el cuarto nivel trófico, el de los **consumidores terciarios**.

Las cadenas y redes alimentarias describen las relaciones de alimentación dentro de las comunidades

Con el fin de ilustrar quién se alimenta de quién en una comunidad, es común identificar un representante de cada nivel trófico que se alimenta de un representante del nivel inmediatamente inferior. Esta relación lineal de alimentación se conoce como **cadena alimentaria**. Como se ilustra en la **FIGURA 27-4**, los distintos ecosistemas tienen cadenas alimentarias radicalmente diferentes.

Sin embargo, las comunidades naturales rara vez contienen grupos bien definidos de consumidores primarios, secundarios y terciarios. Una **red alimentaria** muestra las múltiples cadenas alimentarias interconectadas de una comunidad y describe con precisión las relaciones de alimentación efecti-

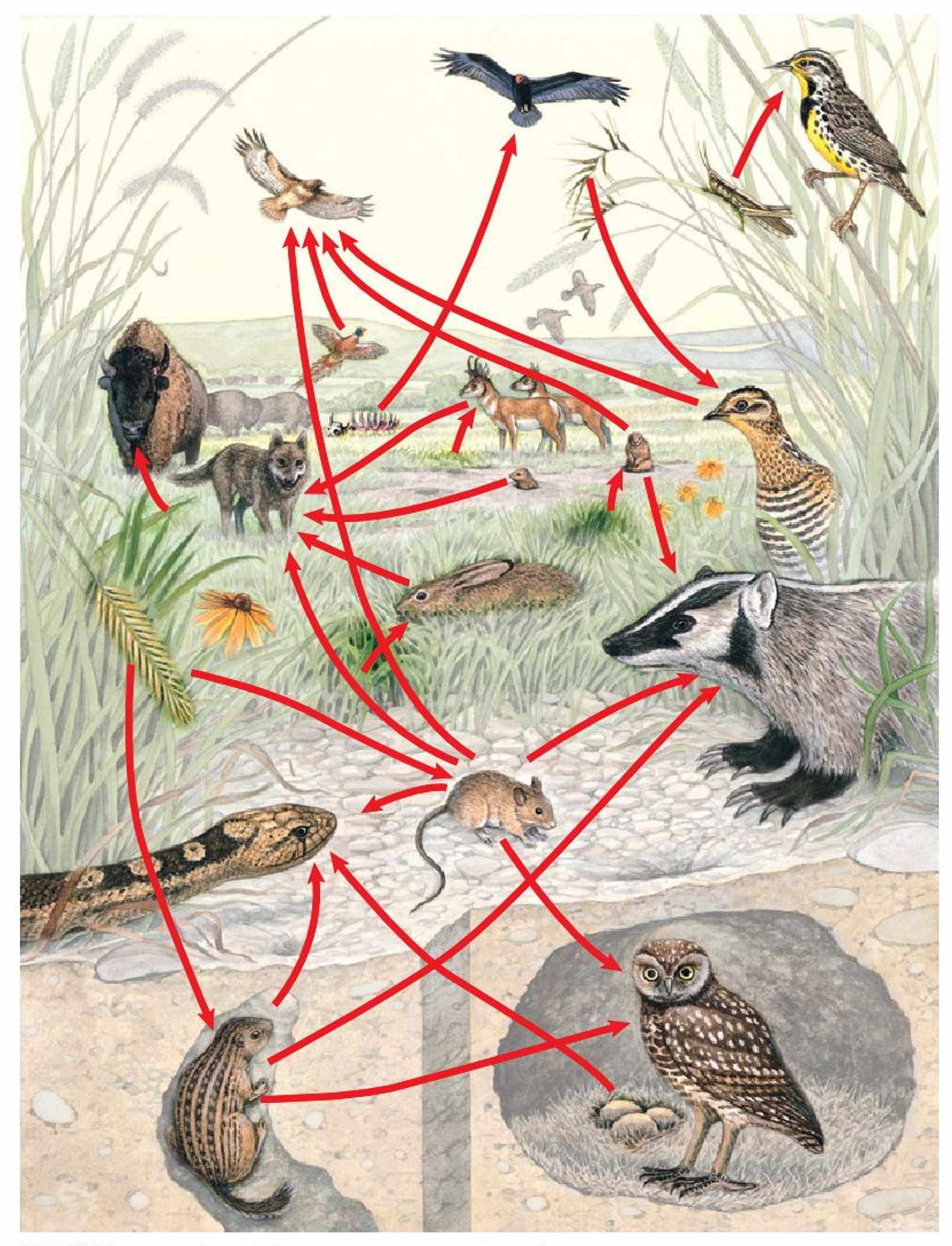


FIGURA 27-5 Una red alimentaria simple en una pradera de pastos cortos

vas dentro de una comunidad específica (**FIGURA 27-5**). Algunos animales, como los mapaches, los osos, las ratas y los seres humanos, por ejemplo, son **omnívoros** ("que comen de todo", en latín), es decir, en momentos diferentes actúan como consumidores primarios, secundarios y, ocasionalmente, terciarios (de tercer nivel). Muchos carnívoros se alimentan ya sea de herbívoros o de otros carnívoros, actuando como consumidores secundarios y terciarios, respectivamente. Por ejemplo, una lechuza es un consumidor secundario cuando devora un ratón, que se alimenta de plantas, pero es un consumidor terciario cuando se come una musaraña, que se alimenta de insectos. Una musaraña que se come un insecto carnívoro es un consumidor terciario, y la lechuza que se alimentó de la musaraña es un consumidor cuaternario (de cuarto nivel). Al digerir una araña, una planta carnívora como la drosera "enmaraña la red" irremediablemente al servir al mismo tiempo como productor fotosintético y como consumidor secundario.

Los comedores de detritos y los descomponedores liberan nutrimentos que se reutilizan

Entre los hilos más importantes de la red alimentaria están los *comedores de detritos* y los descomponedores. Los **comedores de detritos** son un ejército de pequeños animales que suelen pasar desapercibidos y que viven de los desperdicios de la vida: exoesqueletos mudados, hojas caídas, desechos y cadáveres (*detrito* significa "residuo de la degradación de un cuerpo"). La red de comedores de detritos es sumamente compleja e incluye lombrices de tierra, ácaros, protistas, ciempiés, ciertos insectos, un singular crustáceo terrestre llamado cochinilla (o "armadillo"), gusanos nematodos e incluso algunos vertebrados grandes como los buitres. Consumen materia orgánica muerta, extraen parte de la energía almacenada en ella y la excretan en un estado de descomposición más avanzada. Sus productos de excreción sirven de alimento a otros comedores de detritos y a los **descomponedores**, que son principalmente hongos y bacterias que digieren el alimento que encuentran afuera de su cuerpo mediante la secreción de enzimas digestivas hacia el ambiente. La capa negra o pelusa gris que a veces observamos en los tomates y en las cortezas de pan que se dejan demasiado tiempo en el refrigerador está formada de hongos de descomposición dedicados a su labor. Absorben los nutrimentos y los compuestos ricos en energía que necesitan, liberando aquellos que quedan.

Las actividades de los comedores de detritos y de los descomponedores reducen el cuerpo y los residuos de los organismos vivos a moléculas simples, como dióxido de carbono, agua, minerales y moléculas orgánicas, que regresan a la atmósfera, el suelo y el agua. Al liberar nutrimentos para su aprovechamiento, los comedores de detritos y los descomponedores constituyen un eslabón vital en los ciclos de nutrimentos de los ecosistemas. En ciertos ecosistemas, como en los bosques caducifolios, por ejemplo, pasa más energía a través de los comedores de detritos y los descomponedores que de los consumidores primarios, secundarios o terciarios.

¿Qué ocurriría si desaparecieran los comedores de detritos y los descomponedores? Esta parte de la red alimentaria, aunque poco notoria, es absolutamente indispensable para la vida en la Tierra. Sin ella, poco a poco las comunidades quedarían sofocadas por la acumulación de residuos y cadáveres. Los nutrimentos almacenados en estos cuerpos no estarían disponibles para enriquecer el suelo, cuya calidad se empobrecería cada vez más hasta que dejara de ser capaz de sostener la vida vegetal. Ya sin las plantas, dejaría de entrar energía en la comunidad; los niveles tróficos superiores, incluidos los seres humanos, también desaparecerían.

La transferencia de energía de un nivel trófico a otro es ineficiente

Como se explicó en el capítulo 6, una ley fundamental de la termodinámica es que la utilización de la energía nunca es totalmente eficiente. Por ejemplo, cuando nuestro automóvil quema gasolina, alrededor del 75 por ciento de la energía liberada se pierde inmediatamente en forma de calor. Esto también ocurre en los sistemas vivos. Por ejemplo, la ruptura de enlaces de trifosfato de adenosina (ATP) para producir una contracción muscular genera calor como producto colateral; por eso, caminar con rapidez en un día frío nos ayuda a entrar en calor. Todas las reacciones bioquímicas que mantienen las células con vida producen pequeñas cantidades de calor residual. Pilas de composta pueden alcanzar temperaturas internas superiores a 54.4°C (130°F), como resultado del calor liberado por los microorganismos descomponedores.

También la transferencia de energía de un nivel trófico al siguiente es muy ineficiente. Cuando una oruga (consumidor primario) devora las hojas de una planta de tomate (productor), sólo una parte de la energía solar captada originalmente por la planta está disponible para el insecto. La planta utilizó una fracción de la energía para crecer y mantenerse viva, en tanto que una proporción mayor se perdió en forma de calor durante estos procesos. Parte de la energía se convirtió en los enlaces químicos de moléculas como la celulosa, que la oruga no puede digerir. Por lo tanto, sólo una fracción de la energía captada por el primer nivel trófico está disponible para los organismos del segundo nivel. La energía que consume la oruga se utiliza parcialmente para impulsar su desplazamiento y producir el rechinido de su boca. Otra parte de esa energía se utiliza en parte para formar el exoesqueleto, que es indigerible, y una importante fracción se desprende en forma de calor. Toda esta energía no está disponible para el ave canora del tercer nivel trófico que se come la oruga. El ave pierde energía en forma de calor corporal, consume aún más durante el vuelo y convierte una cantidad considerable de ella en plumas, pico y huesos, que son indigeribles. Toda esta energía no está disponible para el halcón que la atrapa. En la **FIGURA 27-6** se ilustra un modelo simplificado del flujo de energía por los niveles tróficos de un ecosistema de bosque caducifolio.

Las pirámides de energía ilustran la transferencia de energía entre niveles tróficos

El estudio de diversas comunidades indica que la transferencia neta de energía entre los niveles tróficos tiene una eficiencia aproximada del 10 por ciento, aunque la transferencia entre niveles dentro de las diferentes comunidades varía en grado apreciable. Esto significa que, en general, la energía almacenada en los consumidores primarios (herbívoros) representa sólo el 10 por ciento de la energía almacenada en el cuerpo de los productores. A la vez, el cuerpo de los consumidores secundarios posee aproximadamente el 10 por ciento de la energía almacenada en los consumidores primarios. En otras palabras, de cada 100 calorías de energía solar captada por el pasto, sólo alrededor de 10 calorías se convierten en

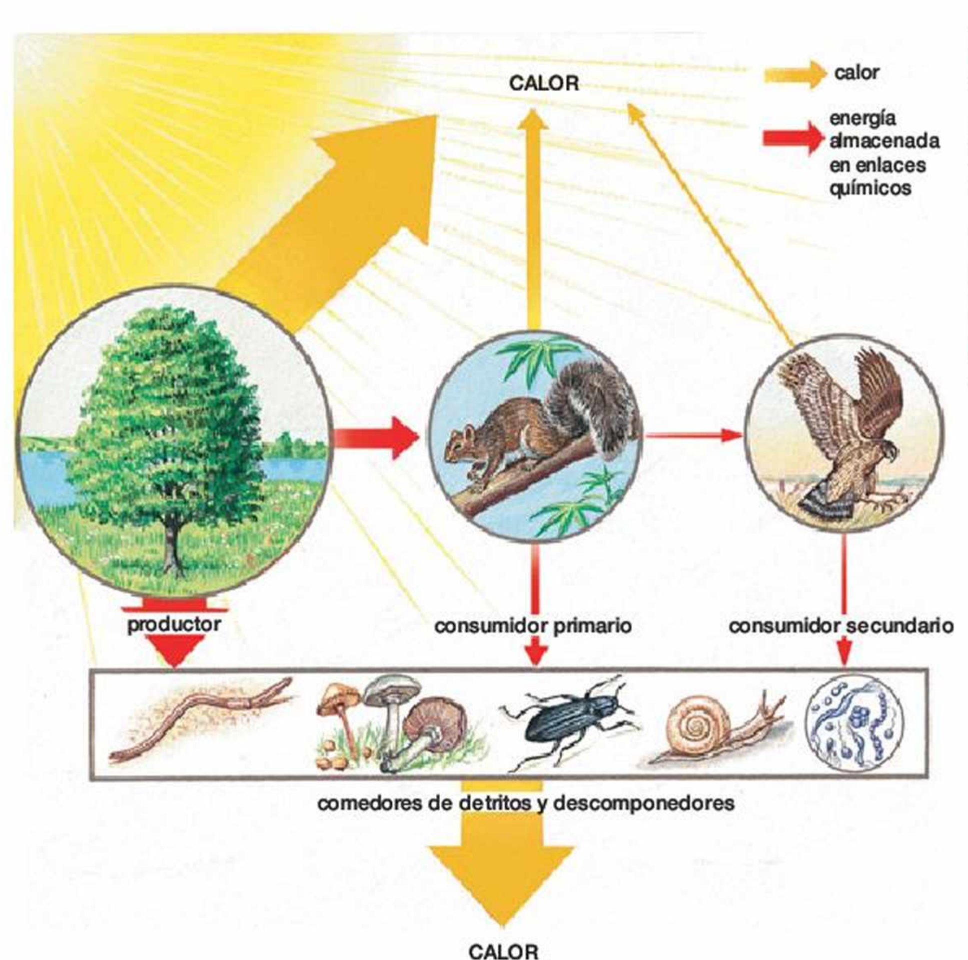


FIGURA 27-6 Transferencia y pérdida de energía
El grosor de las flechas es aproximadamente proporcional a la cantidad de energía que se transfiere entre niveles tróficos como energía química o que se pierde como calor en una comunidad forestal. **PREGUNTA: ¿Por qué se pierde tanta energía como calor? Explica este efecto en términos de la segunda ley de la termodinámica (que se estudió en el capítulo 6), y relaciónala con la pirámide de energía de la figura 27-7.**

herbívoros y únicamente una caloría en carnívoros. Esta ineficiente transferencia de energía entre niveles tróficos se conoce como la "ley del 10 por ciento". Una **pirámide de energía**, que muestra la energía máxima en la base y cantidades constantemente menguantes en los niveles más altos, ilustra en forma gráfica las relaciones energéticas entre los niveles tróficos (**FIGURA 27-7**). Los ecólogos utilizan a veces la biomasa como medida de la energía almacenada en cada nivel trófico. Puesto que el peso seco del cuerpo de los organismos de cada nivel trófico es aproximadamente proporcional a la cantidad de energía almacenada en los organismos de ese nivel, la *pirámide de biomasa* de una comunidad específica suele tener la misma forma general que su pirámide de energía.

¿Qué significa esto en relación con la estructura de la comunidad? Si diéramos un paseo por un ecosistema no alterado, advertiríamos que los organismos que predominan son plantas. Las plantas son los organismos que disponen de más energía porque la captan directamente de la luz solar. Los animales más abundantes son los que se alimentan de plantas, en tanto que los carnívoros son relativamente escasos. La ineficiencia de la transferencia de energía tiene importantes implicaciones para la producción de alimento para los humanos. Cuanto más bajo sea el nivel trófico que utilicemos, tanta más energía alimentaria tendremos disponible para nuestro consumo; en otras palabras, se puede alimentar a un número mucho mayor de personas con cereales que con carne.

Un lamentable efecto colateral de la ineficiencia de la transferencia de energía, vinculado con la producción y liberación de sustancias químicas tóxicas por los seres humanos, es que ciertas sustancias tóxicas persistentes se concentran en el cuerpo de los carnívoros, incluidos los seres humanos, como se describe en la sección "Guardián de la Tierra: Las sustancias tóxicas se acumulan a lo largo de las cadenas alimentarias".

consumidor terciario (1 caloría)
consumidor secundario (10 calorías)
consumidor primario (100 calorías)
productor (1000 calorías)

FIGURA 27-7 Pirámide de energía de un ecosistema de pradera
La dimensión de cada rectángulo es proporcional a la energía almacenada en ese nivel trófico. Una pirámide de biomasa de este ecosistema tendría una apariencia muy similar.

Las sustancias tóxicas se acumulan a lo largo de las cadenas alimentarias



En la década de 1940, las propiedades del nuevo insecticida DDT parecían casi milagrosas. En las zonas tropicales, el DDT salvó millones de vidas al matar los mosquitos transmisores del paludismo. Los mayores rendimientos agrícolas que se obtuvieron al destruir plagas de insectos con DDT salvaron a muchos millones de personas más de morir de inanición. Pero el DDT estaba entrando en las cadenas alimentarias y destruyendo la compleja red de la vida. Por ejemplo, a mediados de la década de 1950, la Organización Mundial de la Salud roció DDT en la isla de Borneo para combatir el paludismo. Una oruga que se alimentaba de los techos de paja de las casas sufrió relativamente pocos efectos adversos, pero una avispa depredadora que se alimentaba de las orugas fue exterminada por el DDT. Los techos de paja se vinieron abajo, devorados por las orugas que se multiplicaron sin control. Las lagartijas que comían los insectos envenenados acumularon altas concentraciones de DDT en su cuerpo. Tanto las lagartijas como los gatos de aldea que se las comieron murieron intoxicados con DDT. Ya sin los gatos, la población de ratas se multiplicó explosivamente, y las aldeas enfrentaron la amenaza de un brote de peste bubónica transmitida por las poblaciones de ratas que crecían sin control. Se evitó el brote llevando nuevos gatos a las aldeas por vía aérea.

En Estados Unidos, durante las décadas de 1950 y 1960, se registró una alarmante disminución de las poblaciones de varias aves depredadoras, especialmente de las que se alimentan de peces como el águila calva, el cormorán, el quebrantahuesos y el pelícano pardo. Estos grandes depredadores nunca han sido abundantes, y la disminución llevó a algunos, como el pelícano pardo y el águila calva, al borde de la extinción (aunque todos ellos han registrado una significativa recuperación desde que el pesticida fue prohibido en Estados Unidos en 1973). Los ecosistemas acuáticos que brindaban sustento a estas aves habían sido rociados con cantidades relativamente pequeñas de DDT para combatir los insectos. Los científicos quedaron muy sorprendidos al encontrar en el cuerpo de las aves depredadoras concentraciones de DDT hasta un millón de veces mayores que la concentración presente en el agua. Esto llevó al descubrimiento de la **amplificación biológica**, que es el proceso de acumulación de sustancias tóxicas en concentraciones cada vez mayores en los animales que ocupan niveles tróficos progresivamente más altos.

El plaguicida DDT y muchas otras sustancias elaboradas por el hombre que experimentan amplificación biológica comparten dos propiedades que los hacen peligrosos. En primer término, los organismos descomponedores no las degradan fácilmente para convertirlas en sustancias inocuas, es decir, no son **biodegradables**. En segundo lugar, tienden a almacenarse en el cuerpo, en especial en las grasas, acumulándose a lo largo de los años en el cuerpo de los animales que viven más. La exposición a altos niveles de pesticidas y otros contaminantes persistentes se ha vinculado con algunos tipos de cáncer, infertilidad, enfermedades cardiacas, supresión de la función inmunitaria y daño neurológico en los niños.

En la actualidad la contaminación por mercurio es una causa que despierta especial preocupación. El mercurio es una neurotoxina extremadamente potente que se acumula tanto en los músculos como en los tejidos adiposos. Su nivel de acumulación en peces depredadores que consume el hombre es tan alto que la Agencia para Fármacos y Alimentos (Food and Drug Administration, FDA) de Estados Unidos ha aconsejado a las mujeres en edad reproductiva o que tienen hijos pequeños que no coman pez espada ni tiburón, y que limiten el consumo de atún albacora (también conocido como atún blanco), porque estos longevos depredadores que habitan en los océanos han acumulado suficiente mercurio para provocar daño a la salud. En Estados Unidos las plantas de energía eléctrica alimentadas con carbón son la fuente individual más grande de contaminación por mercurio; el mercurio atmosférico puede propagarse a miles de kilómetros a la redonda y depositarse en lugares que anteriormente eran ambientes prístinos, como el Ártico. Aproximadamente la mitad del mercurio depositado en el suelo y el agua de Estados Unidos proviene del extranjero. Los investigadores han reportado daño neurológico, incluido un bajo cociente intelectual, en correspondencia con elevados niveles de mercurio en muestras del cabello de las madres en dos diferentes poblaciones isleñas que consumen gran cantidad de peces oceánicos y mamíferos. Los nativos inuit, que viven al norte del Círculo Ártico, tienen altos niveles de mercurio y otros contaminantes bioacumulables por el consumo de grandes cantidades de peces y mamíferos que son depredadores marinos.

Un tipo de sustancias químicas llamadas *perturbadores endocrinos* —que incluyen algunos pesticidas, ftalatos o ésteres de ftalato (que hacen más flexibles a los plásticos) y retardadores de combustión— se han difundido ampliamente en el ambiente. Al igual que el DDT, se acumulan en las grasas e imitan o interfieren con la acción de las hormonas animales. Hay fuerte evidencia de que estos químicos interfieren con la reproducción y el desarrollo de los peces (incluido el salmón), las aves que comen peces como los cormoranes (**FIGURA E27-1**), ranas, salamandras, caimanes y muchos otros animales. También se cree que los perturbadores endocrinos son la causa de menores cantidades de espermatozoides en los seres humanos.

Para reducir los daños a la salud de los humanos y la pérdida de la vida silvestre, debemos entender las propiedades de los contaminantes y el funcionamiento de las redes alimentarias. Cuando comemos atún o pez espada, por ejemplo, actuamos como consumidores terciarios o incluso cuaternarios, por lo cual somos vulnerables a las sustancias bioacumulables. Por añadidura, nuestra larga vida permite que las sustancias que se almacenan en nuestro cuerpo se acumulen durante más tiempo, hasta alcanzar niveles tóxicos.



FIGURA E27-1 El precio de la contaminación Las deformidades como el pico retorcido de este cormorán de doble cresta del lago Michigan se vinculan con sustancias químicas bioacumulables. Las anormalidades del aparato reproductor y el sistema inmunitario también son comunes en muchos tipos de organismos expuestos a estos contaminantes. Los animales depredadores son especialmente vulnerables por el efecto de la amplificación biológica.

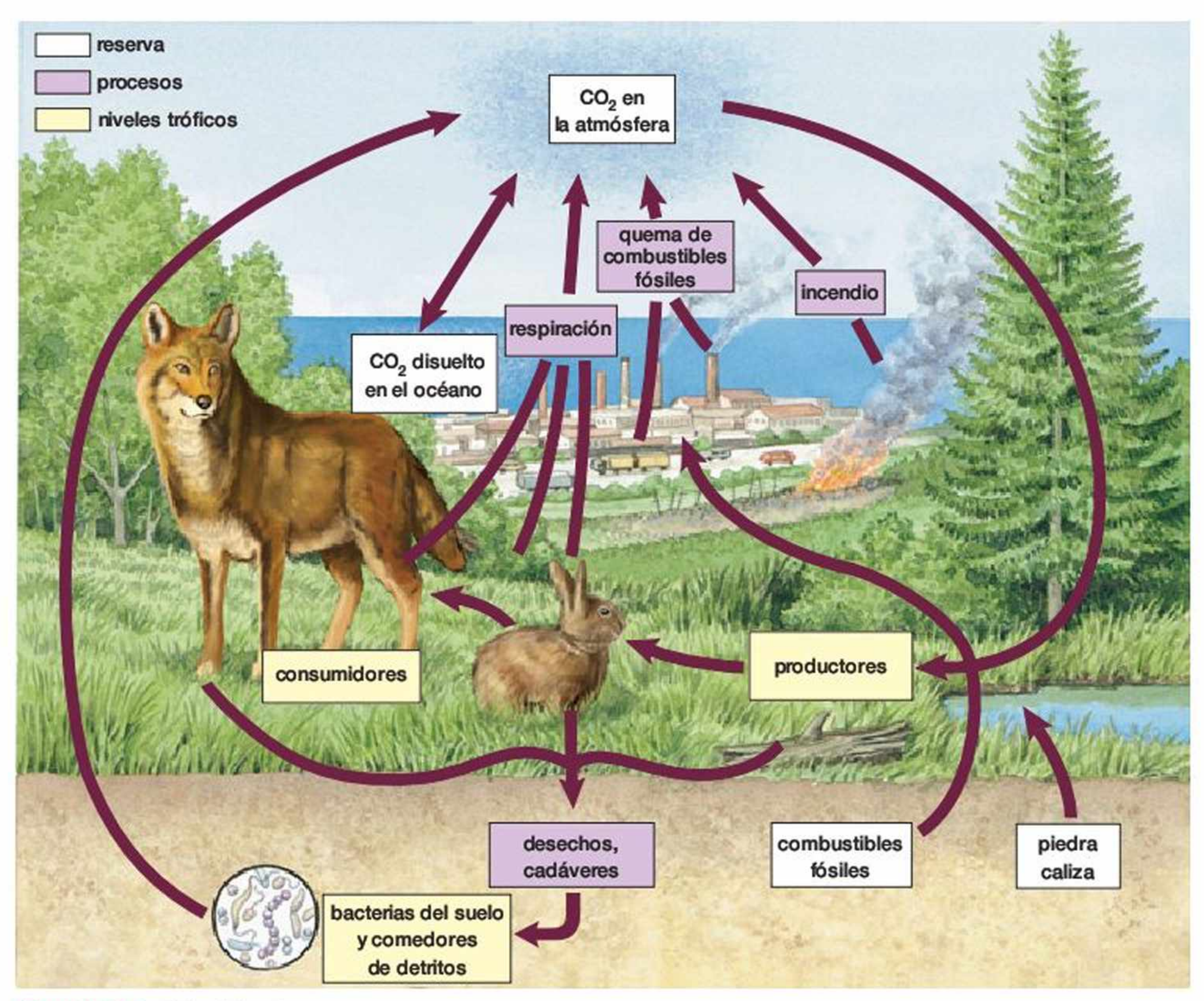


FIGURA 27-8 Ciclo del carbono

27.3 ¿CÓMO SE DESPLAZAN LOS NUTRIMENTOS DENTRO DE LOS ECOSISTEMAS Y ENTRE ELLOS?

En contraste con la energía de la luz solar, los nutrimentos no descienden sobre la Tierra en un flujo continuo desde lo alto. En términos prácticos, la misma reserva común de nutrimentos ha sostenido la vida durante más de 3000 millones de años. Los *nutrimentos* son los elementos y las pequeñas moléculas que constituyen todos los componentes básicos de la vida. Los organismos necesitan de algunos de ellos, llamados *macronutrimentos*, en grandes cantidades; por ejemplo, agua, carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo, azufre y calcio. Los *micronutrimentos*, como cinc, molibdeno, hierro, selenio y yodo, son necesarios sólo en muy pequeñas cantidades. Los **ciclos de nutrimentos**, también llamados **ciclos biogeoquímicos**, describen las trayectorias que siguen estas sustancias durante su tránsito de las comunidades a las partes inanimadas de los ecosistemas y luego de regreso a las comunidades.

Las fuentes y los lugares de almacenamiento de nutrimentos se denominan **reservas**. Las reservas principales se encuentran generalmente en el ambiente inanimado, o abiótico. Por ejemplo, existen varias reservas importantes de carbono: este elemento se almacena como dióxido de carbono en la atmósfera, en solución en los océanos, en forma de roca como en las piedras calizas y en forma de combustibles fósiles en el subsuelo. En el siguiente apartado describiremos brevemente los ciclos del carbono, del nitrógeno, del fósforo y del agua.

El ciclo del carbono pasa por la atmósfera, los océanos y las comunidades

El marco estructural de todas las moléculas orgánicas, que son los componentes básicos de la vida, está formado de cadenas de átomos de carbono. El carbono entra en la comunidad viviente cuando los productores captan dióxido de carbono (CO_2) durante la fotosíntesis. En tierra, los productores obtienen CO_2 de la atmósfera, donde representa apenas el 0.036 por ciento de la cantidad total de gases. Los productores acuáticos del océano, como las algas y las diatomeas, encuentran abundante CO_2 para la fotosíntesis disuelto en el agua. De hecho, es mucho mayor la cantidad de CO_2 almacenado en los océanos que en la atmósfera. Los productores devuelven parte del CO_2 a la atmósfera y al océano durante la respiración celular e incorporan el resto a su cuerpo. Los consumidores primarios, como las vacas, los camarones o los gusanos del tomate, se alimentan de los productores y se apropian del carbono almacenado en sus tejidos. Estos herbívoros también liberan un poco de carbono al respirar y guardan el resto, que es consumido a veces por organismos de niveles tróficos más elevados. Todos los seres vivos mueren tarde o temprano, y los comedores de detritos y descomponedores se encargan de degradar su cuerpo. La respiración celu-

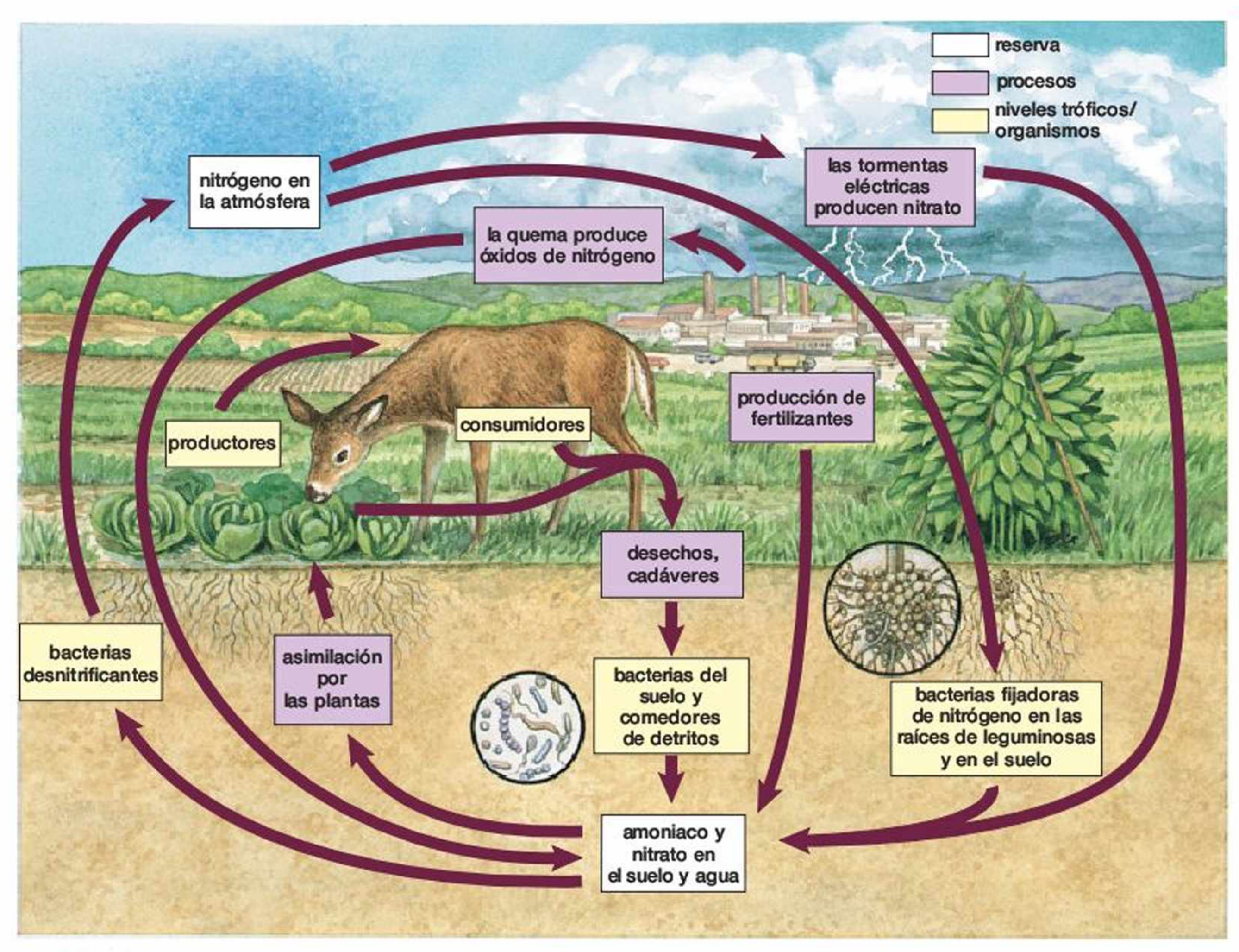


FIGURA 27-9 Ciclo del nitrógeno
PREGUNTA: ¿Qué incentivos provocaron que los seres humanos captaran el nitrógeno del aire y lo incorporaran al ciclo del nitrógeno? ¿Cuáles son algunas consecuencias del aumento por parte de los humanos del ciclo del nitrógeno?

lar de estos organismos devuelve CO_2 a la atmósfera y a los océanos. El dióxido de carbono transita libremente entre estas dos grandes reservas (**FIGURA 27-8**).

Parte del carbono tiene un ciclo más lento. Por ejemplo, los moluscos y los organismos microscópicos marinos extraen el CO_2 disuelto en el agua y lo combinan con calcio para formar carbonato de calcio ($CaCO_3$), con el que construyen sus conchas. Cuando estos organismos mueren, sus conchas se acumulan en depósitos submarinos, son sepultadas y con el tiempo se transforman en piedra caliza. A veces los sucesos geológicos dejan expuesta la piedra caliza, que se disuelve poco a poco por efecto de las corrientes que corren sobre ella, con lo cual el carbono vuelve a estar disponible para los organismos vivos.

Otro segmento de larga duración del ciclo del carbono es la producción de combustibles fósiles. Los **combustibles fósiles** se forman a partir de los restos de plantas y animales antiguos. A lo largo de millones de años, las temperaturas y presiones elevadas transforman el carbono en las moléculas orgánicas de estos organismos prehistóricos en hulla, petróleo o gas natural. La energía de la luz solar prehistórica también está atrapada en los combustibles fósiles; la luz fue captada por los antiguos autótrofos y luego subió a través de varios niveles tróficos antes de quedar atrapada en los hidrocarburos de alta energía que quemamos actualmente. Cuando quemamos combustibles fósiles para aprovechar esta energía almacenada, se libera CO_2 en la atmósfera. Además de la quema de combustibles fósiles, las actividades humanas como la tala y quema de los grandes bosques del planeta (donde hay mucho carbono almacenado), están incrementando la cantidad de CO_2 presente en la atmósfera, como se describirá más adelante en este mismo capítulo.

La reserva principal de nitrógeno es la atmósfera

La atmósfera contiene alrededor de un 78 por ciento de nitrógeno gaseoso (N_2) y, por lo tanto, constituye la principal reserva de este importante nutrimento. El nitrógeno es un componente fundamental de las proteínas, de muchas vitaminas y de los ácidos nucleicos DNA y RNA. Un hecho interesante es que ni las plantas ni los animales pueden extraer este gas de la atmósfera. Por consiguiente, las plantas necesitan una provisión de nitrato (NO_3^-) o amoniaco (NH_3). Pero, ¿cómo se transforma el nitrógeno atmosférico en estas moléculas? Ciertas bacterias que viven en el agua y en el suelo sintetizan amoniaco. Algunas han establecido una asociación simbiótica con ciertas plantas llamadas *leguminosas* (como la alfalfa, la soya,

el trébol y los guisantes), donde viven en protuberancias especiales de las raíces. Las leguminosas crecen extensivamente en los plantíos, donde fertilizan el suelo. Las bacterias descomponedoras también producen amoniaco a partir de los aminoácidos y la urea presentes en los cadáveres y desechos. Otras bacterias transforman el amoniaco en nitrato.

Las tormentas eléctricas, los incendios forestales y la quema de combustibles fósiles combinan el nitrógeno con el oxígeno, mediante procesos no biológicos, para producir óxidos de nitrógeno. Los fertilizantes sintéticos a menudo contienen amoniaco, nitrato o ambos. Las plantas incorporan el nitrógeno del amoniaco y del nitrato en sus aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos y vitaminas. Estas moléculas nitrogenadas de la planta son consumidas tarde o temprano, ya sea por consumidores primarios, comedores de detritos o descomponedores. A medida que recorre la red alimentaria, parte del nitrógeno queda en libertad en los desechos y cadáveres, donde las bacterias descomponedoras presentes en el suelo y el agua lo convierten de nuevo en nitrato y amoniaco. Esta forma de nitrógeno queda disponible para las plantas; los nitratos y el amoniaco en el suelo y el agua constituyen una segunda reserva. El ciclo del nitrógeno se completa por el continuo retorno del nitrógeno a la atmósfera gracias a las *bacterias desnitrificantes*. Estos habitantes de los suelos húmedos, los pantanos y los estuarios descomponen el nitrato y devuelven nitrógeno gaseoso a la atmósfera (**FIGURA 27-9**).

Los compuestos nitrogenados producidos por los seres humanos ahora dominan el ciclo del nitrógeno, creando serios problemas ambientales. Cuando entran a los ecosistemas, estos compuestos con exceso de nitrógeno cambian la composición de las comunidades vegetales o las fertilizan excesivamente, o destruyen las comunidades de los bosques y de los cuerpos de agua dulce, al volver más ácido el ambiente, como estudiaremos más adelante en este mismo capítulo.

El ciclo del fósforo carece de componentes atmosféricos

El fósforo es un componente fundamental de las moléculas biológicas, entre ellas las moléculas de transferencia de energía (ATP y NADP), los ácidos nucleicos y los fosfolípidos de las membranas celulares. Asimismo, el fósforo es uno de los componentes principales de los dientes y huesos de los vertebrados. En contraste con los ciclos del carbono y del nitrógeno, el ciclo del fósforo carece de componente atmosférico. La reserva principal de fósforo de los ecosistemas es la roca, donde se encuentra unido al oxígeno en forma de fosfato. Las rocas ricas en fosfato expuestas a la intemperie se erosionan y la lluvia disuelve el fosfato. El fosfato disuelto es absorbido fácilmente a través de las raíces de las plantas y por otros autótrofos, como los protistas y las cianobacterias fotosintéticos, que lo incorporan a las moléculas biológicas. A partir de estos productores, el fósforo recorre las redes alimentarias (**FIGURA 27-10**). En cada nivel se excreta el fosfato excedente. Finalmente, los comedores de detritos y los descomponedores devuelven el fósforo residual de los cadáveres al suelo y al agua en forma de fosfato, de donde puede ser absorbido de nuevo por los autótrofos o quedar unido a los sedimentos y, con el tiempo, incorporarse de nuevo a la roca.

Parte del fosfato disuelto en el agua dulce es transportado a los océanos. Aunque gran parte de este fosfato termina en

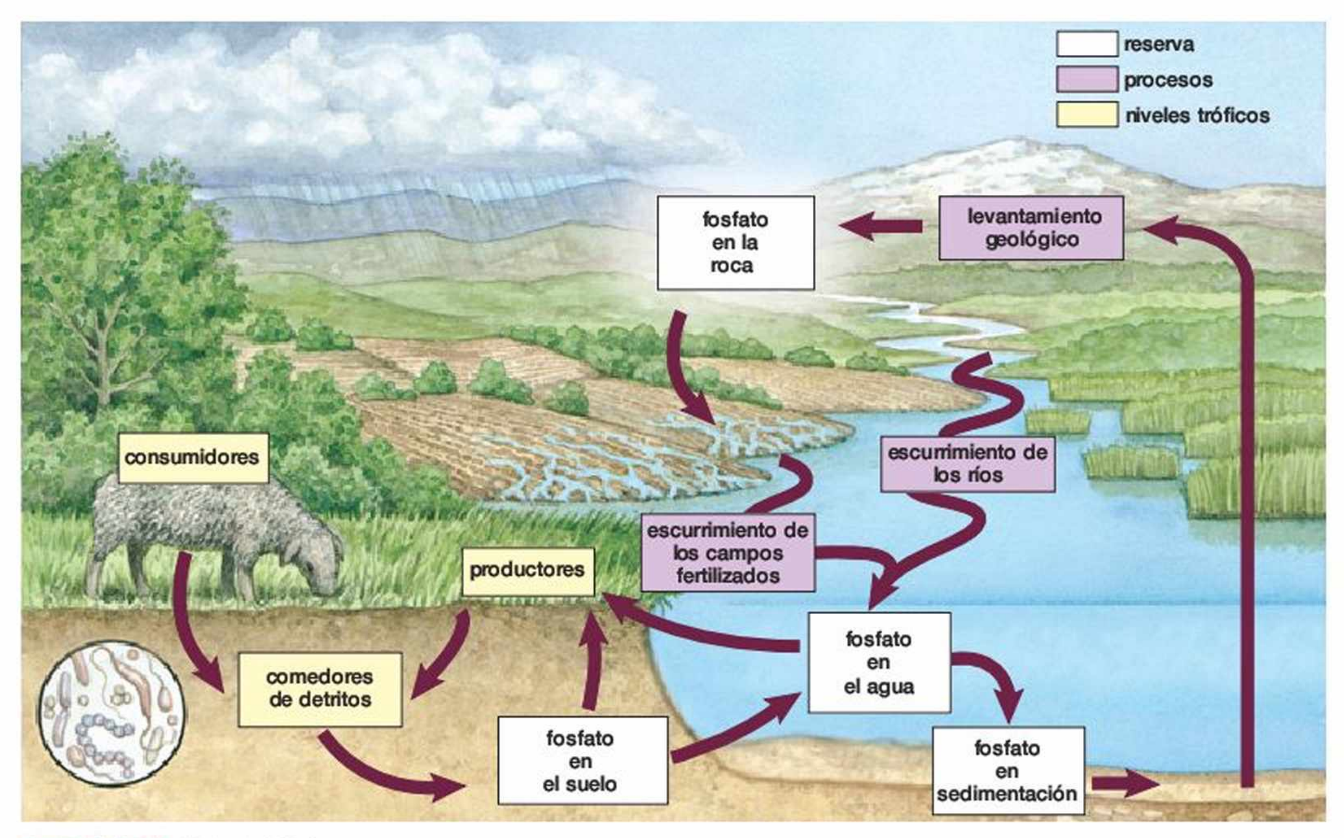
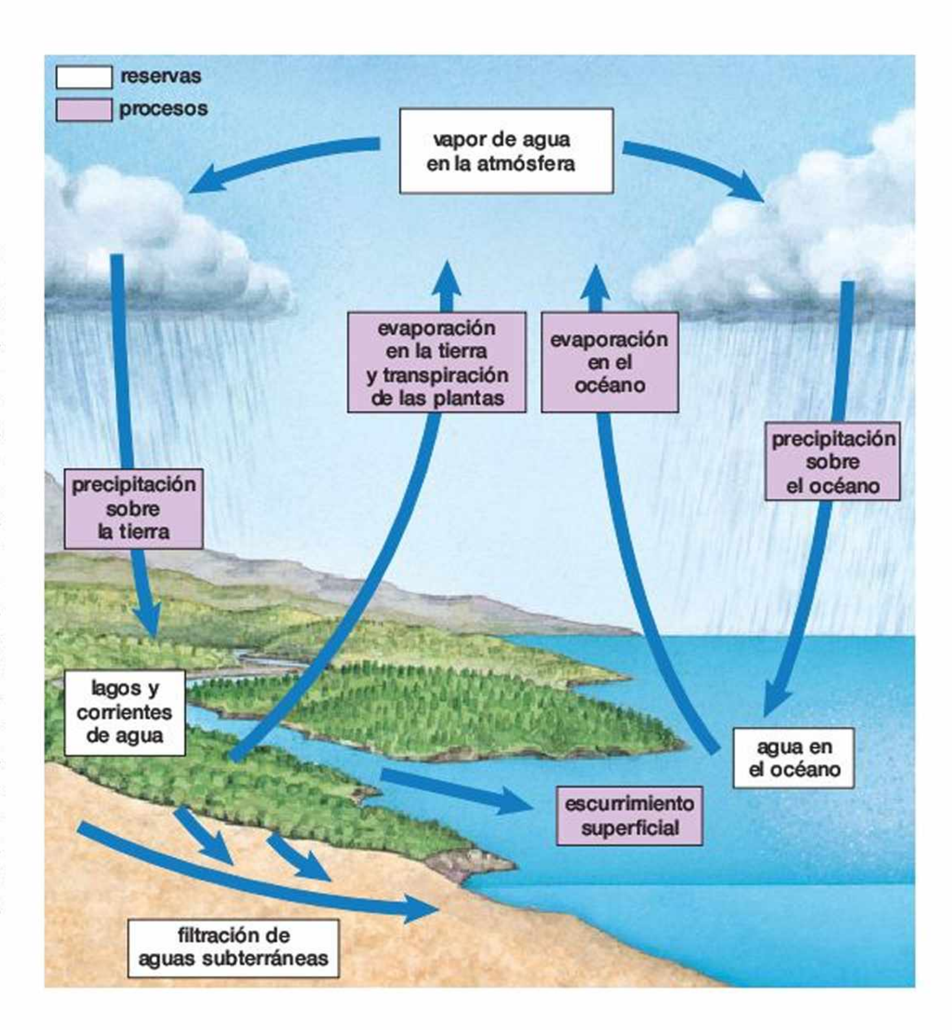


FIGURA 27-10 Ciclo del fósforo

FIGURA 27-11 Ciclo hidrológico



los sedimentos marinos, un poco de él es absorbido por los productores marinos y, con el tiempo, se integra al cuerpo de vertebrados y peces. Algunos de éstos, a la vez, sirven de alimento a las aves marinas, que excretan grandes cantidades de fósforo en la tierra. Hubo una época en que se explotaba el guano (excremento) que las aves marinas depositaban a lo largo de la costa occidental de América del Sur, el cual constituía una de las fuentes principales de fósforo del mundo. También se explotan las rocas ricas en fosfatos, que se emplean para producir fertilizantes. El suelo que se erosiona de los campos fertilizados arrastra grandes cantidades de fosfatos hacia lagos, corrientes de agua y el mar, donde estimula el crecimiento de productores. En los lagos el agua rica en fósforo que escurre de la tierra estimula un crecimiento tan abundante de algas y bacterias, que se trastornan las interacciones naturales en la comunidad del lago.

La mayor parte del agua no sufre cambios químicos durante su ciclo

El ciclo del agua, o **ciclo hidrológico** (**FIGURA 27-11**), difiere de casi todos los demás ciclos de nutrimentos en que la mayor parte del agua permanece como tal durante todo el proceso y no se utiliza en la síntesis de nuevas moléculas. La reserva principal de agua es el océano, que cubre alrededor de tres cuartas partes de la superficie terrestre y contiene más del 97 por ciento del agua disponible. Otro 2 por ciento se encuentra en forma de hielo, y el 1 por ciento restante corresponde a los cuerpos de agua dulce. Los motores del ciclo hidrológico son la energía solar, que evapora el agua, y la gravedad, que trae el agua de vuelta a la Tierra en forma de precipitación (lluvia, nieve, aguanieve y rocío). La evaporación tiene lugar principalmente en los océanos, y buena parte del agua regresa de forma directa a ellos por medio de la lluvia. El agua que cae en tierra sigue varias rutas. Un poco de agua se evapora del suelo, los lagos y las corrientes de agua. Una fracción escurre de la tierra y vuelve a los océanos, en tanto que una pequeña cantidad penetra hasta los depósitos subterráneos. Como el cuerpo de los seres vivos contiene alrededor de un 70 por ciento de agua, parte del agua del ciclo hidrológico se incorpora a las comunidades vivientes de los ecosistemas. Las raíces de las plantas absorben agua, que en buena parte se evapora de las hojas y regresa a la atmósfera. Una pequeña cantidad se combina con dióxido de carbono durante la fotosíntesis para producir moléculas de alta energía. Tarde o temprano, estas moléculas se descomponen durante la respiración celular y el agua liberada regresa al ambiente. Los consumidores obtienen agua de sus alimentos o bebiéndola directamente.

La falta de agua disponible para irrigación y para beber es un creciente problema de la humanidad

A medida que la población humana ha crecido, el agua dulce ha comenzado a escasear en muchas regiones del mundo. Además, el agua contaminada y sin tratar es un grave problema en los países en desarrollo, donde más de mil millones de personas la beben. Tanto en África como en India, donde la contaminación del agua representa amenazas significativas, la gente está comenzando a utilizar la luz solar para exterminar a los organismos causantes de enfermedades. Colocan el agua en botellas de plástico y las agitan para aumentar los niveles de oxígeno en el agua. Luego colocan las botellas en un lugar soleado, para que la combinación de oxígeno, calor y luz ultravioleta (UV) forme radicales libres que destruyen las bacterias. Sin otra tecnología que las botellas de plástico, la gente genera agua que se puede beber de forma segura.

En la actualidad aproximadamente el 10 por ciento de los alimentos en el mundo crecen en sembradíos irrigados con agua obtenida de los mantos acuíferos, que son reservas naturales subterráneas. Por desgracia, en muchas regiones del mundo, como China, India, África septentrional y la parte central norte de Estados Unidos, se "explota" esta agua subterránea; es decir, se extrae más rápidamente de lo que se repone. Gran parte de los mantos acuíferos de las Altas Planicies, desde el noroeste de Texas al sur de Dakota, se ha agotado en un 50 por ciento. En India, dos tercios de los cultivos crecen gracias a que se utiliza el agua subterránea para su irrigación, pero los mantos acuíferos se drenan más rápidamente de lo que se reponen. Una solución prometedora es



FIGURA 27-12 Una sustancia natural fuera de lugar
Esta águila calva murió a consecuencia de un derrame de petróleo cerca de la costa de Alaska.



FIGURA 27-13 La sedimentación ácida es corrosiva
La sedimentación ácida está disolviendo esta escultura de piedra caliza de la catedral de Rheims, en Francia.

idear formas de captar el agua de las intensas lluvias monzónicas, cuyas aguas se vierten por lo general en los ríos y que finalmente va a dar al océano. Los habitantes de un pueblo en India descubrieron que si se cava una serie de estanques, es posible captar el agua de lluvia que, de otra manera, escurriría por la tierra. Este sistema permite que el agua penetre en el suelo y ayude a reabastecer las reservas subterráneas de agua. Durante la estación seca, la gente puede utilizar estos suministros para regar los cultivos.

27.4 ¿A QUÉ SE DEBE LA LLUVIA ÁCIDA?

Muchos de los problemas ambientales que aquejan a la sociedad moderna son consecuencia de la interferencia humana en el funcionamiento de los ecosistemas. Los pueblos primitivos se sostenían únicamente de la energía proveniente del Sol y producían desechos que se reintegraban sin dificultad a los ciclos de los nutrimentos. Sin embargo, conforme la población humana crecía y la tecnología avanzaba, los seres humanos comenzamos a actuar con creciente independencia respecto de estos procesos naturales. La Revolución Industrial, que se impuso con toda su fuerza a mediados del siglo XIX, dio por resultado un enorme incremento de nuestra dependencia de la energía extraída de los combustibles fósiles (en vez de la proveniente de la luz solar) para calentar, iluminar y transportar, así como para la agricultura y las diversas industrias. Al explotar y transportar estos combustibles, hemos expuesto a los ecosistemas a una variedad de sustancias que son extrañas y a menudo tóxicas para ellos (FIGURA 27-12). En los siguientes apartados describiremos dos problemas ambientales de proporciones planetarias que son resultado directo de la dependencia humana respecto de los combustibles fósiles: la sedimentación ácida y el calentamiento global.

La sobrecarga de los ciclos del nitrógeno y del azufre es la causa de la lluvia ácida

Aunque los volcanes, las aguas termales y los organismos encargados de la descomposición liberan dióxido de azufre, las actividades industriales que queman combustibles fósiles que contienen azufre generan el 75 por ciento de las emisiones de dióxido de azufre del mundo. Esto es mucho más de lo que los ecosistemas naturales son capaces de absorber y reciclar. El ciclo del nitrógeno también se ha visto rebasado. Aunque los procesos naturales —como la actividad de las bacterias que reponen el nitrógeno y de los organismos descomponedores, los incendios y los relámpagos— producen óxidos de nitrógeno y amoniaco, aproximadamente el 60 por ciento del nitrógeno disponible para los ecosistemas del mundo ahora es resultado de las actividades humanas. La quema de combustibles fósiles combina el nitrógeno atmosférico con el oxígeno, y produce la mayor parte de las emisiones de óxidos de nitrógeno. En las zonas agrícolas, el amoniaco y el nitrato a menudo provienen de fertilizantes químicos producidos mediante el uso de la energía contenida en los combustibles fósiles para convertir el nitrógeno atmosférico en compuestos que las plantas pueden utilizar.

A finales de la década de 1960 se identificó la producción excesiva de óxidos de nitrógeno y dióxido de azufre como la causa de una creciente amenaza ambiental: la *lluvia ácida* o, en términos más precisos, la **sedimentación ácida**. Al combinarse con el vapor de agua de la atmósfera, los óxidos de nitrógeno se transforman en ácido nítrico y el dióxido de azufre, en ácido sulfúrico. Algunos días después, y con frecuencia a cientos de kilómetros de la fuente, los ácidos se precipitan y corroen las estatuas y los edificios (FIGURA 27-13), dañan los árboles y los cultivos y dejan los lagos sin vida. El ácido sulfúrico forma partículas que nublan visiblemente el aire,

incluso en condiciones de sequedad. En Estados Unidos, el noreste, la región media del Atlántico, la parte central norte y las regiones altas del oeste, al igual que Florida, son las más vulnerables, porque las rocas y los suelos que ahí predominan no amortiguan la acidez.

La sedimentación ácida daña la vida en lagos y bosques

En los montes Adirondack del estado de Nueva York, la lluvia ácida ha provocado que aproximadamente el 25 por ciento de todos los lagos y estanques sean ya demasiado ácidos para permitir la vida de peces en ellos. Pero antes de que los peces mueran, se destruye gran parte de la red alimentaria que les da sustento. Primero mueren las almejas, los caracoles, los langostinos y las larvas de insectos, después los anfibios y finalmente los peces. El resultado es un lago cristalino: hermoso, pero muerto. Los efectos no se limitan a los organismos acuáticos. La lluvia ácida también altera el crecimiento y el rendimiento de muchos cultivos agrícolas porque al penetrar en el suelo disuelve y arrastra consigo nutrimentos indispensables, como el calcio y el potasio, al tiempo que mata los microorganismos descomponedores, con lo cual impide el retorno de nutrimentos al suelo. Las plantas, envenenadas y privadas de nutrimentos, se debilitan y quedan a merced de las infecciones y el ataque de los insectos. En las alturas de los Montes Verdes de Vermont, los científicos han sido testigos de la muerte de alrededor de la mitad de las piceas rojas y hayas y de un tercio de los arces de azúcar desde 1965. La nieve, la lluvia y la espesa niebla, que comúnmente cubren estas cumbres orientales, son muy ácidas. En una estación de control situada en la cima del monte Mitchell, en Carolina del Norte, el pH de la niebla ha registrado valores de 2.9, lo que significa que es más ácida que el vinagre (**FIGURA 27-14**).

La sedimentación ácida aumenta la exposición de los organismos a los metales tóxicos, como aluminio, mercurio, plomo y cadmio, entre otros, que son mucho más solubles en agua acidificada que en agua de pH neutro. El aluminio que se disuelve de las rocas inhibe el crecimiento de las plantas y mata los peces. Se ha encontrado que, en ocasiones, el agua que se distribuye a los hogares está peligrosamente contaminada con plomo, disuelto por el agua ácida de la soldadura de plomo de tuberías antiguas. En el cuerpo de los peces que viven en aguas acidificadas se han encontrado niveles peligrosos de mercurio, elemento que queda sometido al efecto de *amplificación biológica* conforme recorre los niveles tróficos (véase la sección "Guardián de la Tierra: Las sustancias tóxicas se acumulan a lo largo de las cadenas alimentarias").



FIGURA 27-14 La sedimentación ácida destruye los bosques La lluvia y la niebla ácidas han destruido este bosque situado en la cima del monte Mitchell, en Carolina del Norte.

La Ley del Aire Limpio ha reducido significativamente las emisiones de azufre, pero no las de nitrógeno

En Estados Unidos las enmiendas a la Ley del Aire Limpio en 1990 dieron por resultado una sustancial reducción de las emisiones de dióxido de azufre y de óxidos de nitrógeno de las plantas generadoras de energía. Las emisiones totales de azufre han disminuido considerablemente en ese país, mejorando la calidad del aire y reduciendo el nivel de acidez de la lluvia en algunas regiones. Pero la Ley del Aire Limpio no limita de manera estricta las emisiones de óxidos de nitrógeno y amoniaco. Aunque las emisiones de óxidos de nitrógeno se han reducido en algunas regiones, los compuestos de nitrógeno en la atmósfera han registrado un leve aumento en términos generales, en particular por la creciente cantidad de automóviles que queman gasolina. Las emisiones de amoniaco (NH_3), en su mayor parte provenientes de la ganadería y los fertilizantes, se han incrementado en un 19 por ciento en Estados Unidos desde 1985.

Por desgracia, los ecosistemas dañados se recuperan lentamente. Un estudio reciente de los lagos Adirondack reveló signos esperanzadores de que el 60 por ciento de sus aguas se están volviendo menos ácidas, aunque su total recuperación aún se encuentra a décadas de distancia. Algunos suelos del sureste de Estados Unidos están más saturados con sustancias ácidas y en estas zonas los niveles de ácido de las aguas dulces van en aumento. Los bosques ubicados a grandes alturas continúan en riesgo en todo el territorio de Estados Unidos. Muchos científicos creen que se necesitará una mayor reducción en las emisiones, junto con controles mucho más estrictos de las emisiones de nitrógeno, para evitar que los ecosistemas se sigan deteriorando y para permitir que aquellos que ya están dañados se recuperen.

27.5 ¿QUÉ PROVOCA EL CALENTAMIENTO GLOBAL?

La interferencia en el ciclo del carbono contribuye al calentamiento global

Durante el periodo carbonífero, que se inició hace unos 345 millones de años y concluyó hace 280 millones de años, cantidades enormes de carbono quedaron aisladas del ciclo del carbono cuando, en las condiciones calurosas y húmedas de esa época, los cuerpos de organismos prehistóricos quedaron sepultados en los sedimentos y no se descompusieron. Con el tiempo, el calor y la presión transformaron estos cuerpos, junto con la energía que habían almacenado a partir de la luz solar, en combustibles fósiles como hulla, petróleo y gas natural. Sin la intervención humana, el carbono habría permanecido bajo tierra. Pero a partir de la Revolución Industrial hemos dependido cada vez en mayor grado de la energía almacenada en estos combustibles. Un investigador estima que un tanque de gas común guarda los residuos transformados de 1000 toneladas de vida prehistórica, principalmente de organismos microscópicos de fitoplancton. Cuando quemamos los combustibles fósiles en nuestras centrales eléctricas, fábricas y automóviles, utilizamos la energía de la luz solar prehistórica y

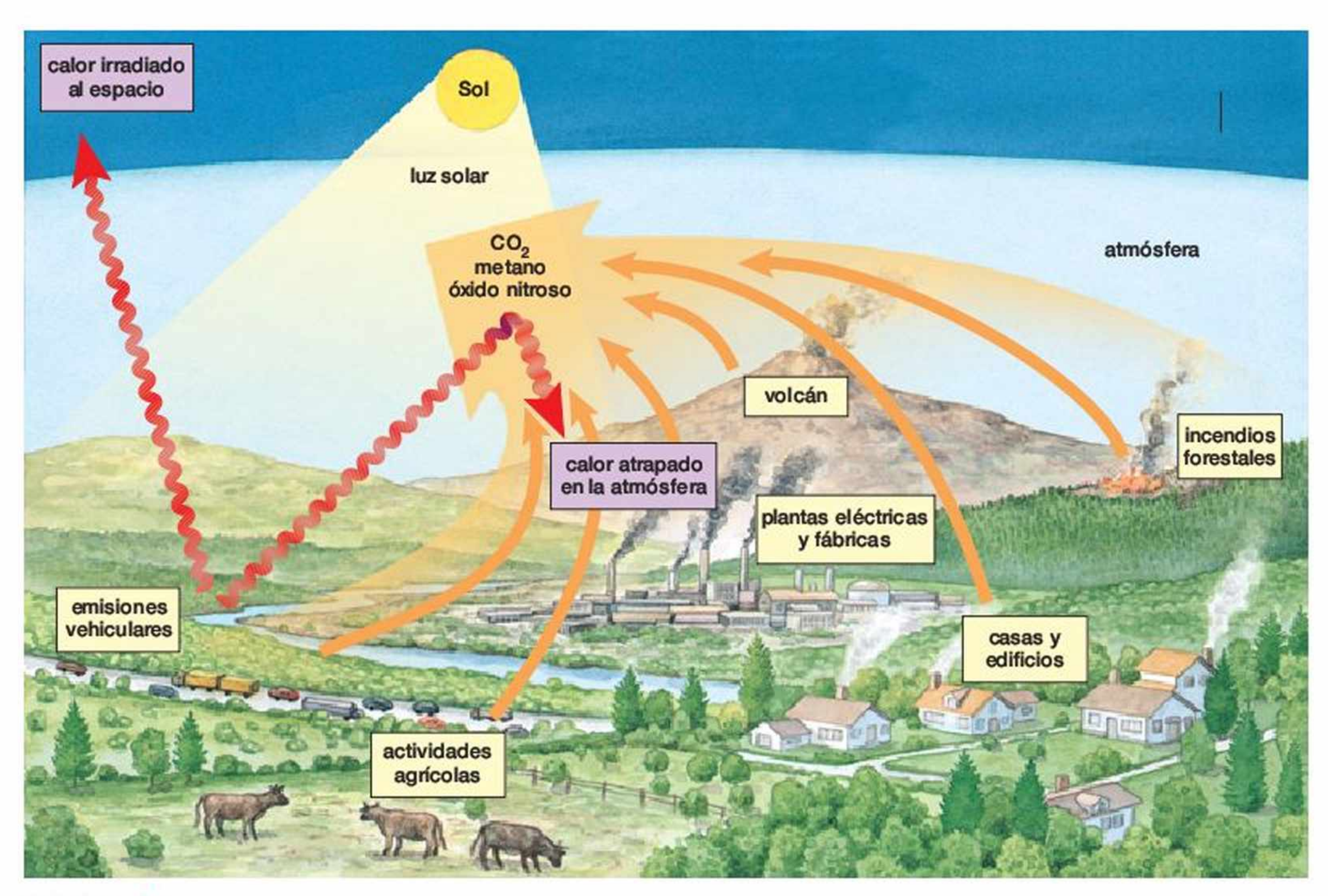


FIGURA 27-15 El aumento de las emisiones de gases de invernadero contribuye al calentamiento global
La luz solar que llega a nuestro planeta calienta la superficie terrestre y es irradiada de regreso a la atmósfera. Los gases de invernadero —liberados mediante procesos naturales, pero que se han incrementado notablemente como resultado de las actividades humanas— absorben parte de este calor, el cual queda atrapado en la atmósfera.

emitimos CO_2 a la atmósfera. A partir de 1850, el contenido de CO_2 de la atmósfera ha aumentado de 280 partes por millón (ppm) a 381 ppm, esto es, casi el 36 por ciento. De acuerdo con análisis recientes de burbujas de gas atrapadas en antiguos bloques de hielo del Antártico, el contenido de CO_2 de la atmósfera es ahora aproximadamente un 27 por ciento más alto que en cualquier otro momento durante los pasados 650,000 años, y el aumento prosigue a una razón sin precedentes de 1.5 ppm cada año. La quema de combustibles fósiles responde por un porcentaje comprendido entre el 80 y el 85 por ciento del CO_2 que se agrega a la atmósfera anualmente.

Una segunda fuente de CO_2 atmosférico adicional es la **deforestación** del planeta, que elimina decenas de millones de hectáreas de bosques cada año y responde por una cifra comprendida entre el 15 y el 20 por ciento de las emisiones de CO_2. La deforestación ocurre principalmente en los trópicos, donde las selvas tropicales se están convirtiendo a toda prisa en terrenos agrícolas marginales. El carbono almacenado en los enormes árboles de esas selvas regresa a la atmósfera (principalmente por combustión) una vez que han sido cortados.

En conjunto, las actividades humanas liberan casi 7,000 millones de toneladas de carbono (en forma de CO_2) a la atmósfera cada año. Aproximadamente la mitad de este carbono es absorbido por los océanos, las plantas y el suelo, mientras que los 3,500 millones de toneladas restantes permanecen en la atmósfera, provocando el calentamiento global.

Los gases de invernadero retienen el calor en la atmósfera

El CO_2 atmosférico actúa en cierta forma como el cristal de un invernadero: permite la entrada de energía solar y luego absorbe y retiene esa energía una vez que se ha transformado en calor (FIGURA 27-15). Hay otros **gases de invernadero** que comparten esta propiedad, como el óxido nitroso (N_2O) y el metano (CH_4), que se liberan en las actividades agrícolas, los vertederos de basura, los procesos de tratamiento de aguas residuales, la minería del carbón y la quema de combustibles fósiles. El **efecto de invernadero**, esto es, la capacidad de los gases de invernadero de atrapar la energía solar en la atmósfera de un planeta en forma de calor, es un proceso natural que, al mantener nuestra atmósfera relativamente caliente, permite la existencia de vida en la Tierra tal como la conocemos. Sin embargo, hay consenso entre los científicos respecto a que las actividades humanas han amplificado el efecto de invernadero natural y han provocado un fenómeno que se conoce como **calentamiento global**.

Los registros históricos de temperatura indican una elevación mundial de la temperatura, paralelo al aumento de CO_2 atmosférico (FIGURA 27-16). Diecinueve de los 20 años más calurosos de los que se tiene registro se presentaron desde 1980, y los seis años más calurosos fueron entre 1998 y 2005, que establecieron un récord de todos los tiempos.

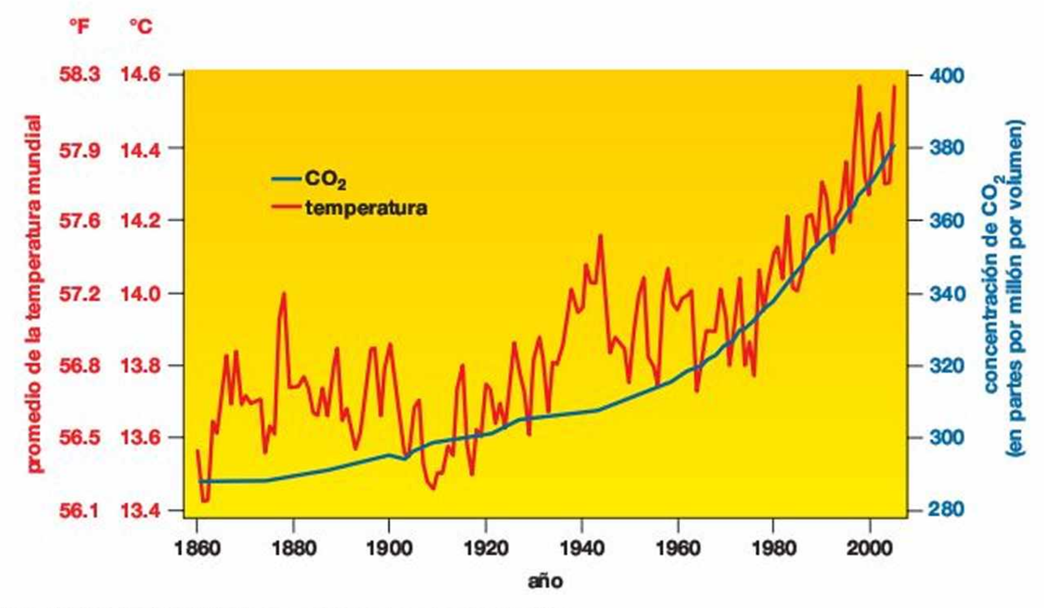


FIGURA 27-16 El calentamiento global es paralelo al aumento de CO_2
La concentración de CO_2 de la atmósfera (línea azul) ha mostrado un crecimiento constante desde 1860. Las temperaturas medias mundiales (línea roja) también se han incrementado, en forma paralela al aumento en la concentración de CO_2 en la atmósfera.

El Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC) predice que si no se restringen las emisiones de gases de invernadero, las temperaturas globales promedio se elevarán del promedio actual de 14.4°C al intervalo comprendido entre 16 y 19°C para el año 2100 (FIGURA 27-17).

Cambios aparentemente pequeños en la temperatura global pueden tener efectos considerables. Por ejemplo, las temperaturas medias del aire durante el punto culminante de la última glaciación (hace 20,000 años) fueron sólo alrededor de 5°C inferiores a las actuales. Esta elevación extremadamente rápida de la temperatura es motivo especial de preocupación porque es probable que exceda la rapidez con que la selección natural es capaz de generar adaptaciones evolutivas al cambio. Como el cambio de temperatura no tiene una distribución homogénea en todo el planeta, se prevé que en Estados Unidos y en las zonas árticas las temperaturas aumentarán considerablemente más aprisa que el promedio mundial.

El calentamiento global tendrá graves consecuencias

Como afirma, un poco en broma, el geoquímico James White de la Universidad de Colorado: "Si la Tierra tuviera un manual de uso, el capítulo sobre el clima podría comenzar con la advertencia de que el sistema ha sido ajustado de fábrica para obtener la máxima comodidad, por lo que no deben tocarse los controles". La Tierra ha comenzado a experimentar las consecuencias del calentamiento global, y todo indica que éstas serán graves y, en algunas regiones, catastróficas.

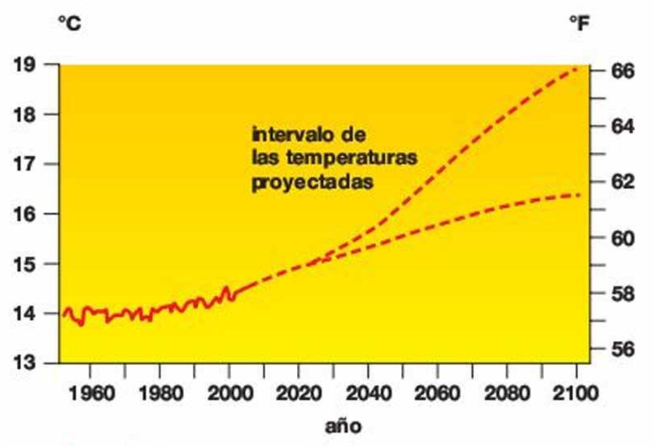


FIGURA 27-17 El intervalo de temperaturas proyectadas va en aumento

Está ocurriendo un derretimiento

En todo el mundo, el hielo se está derritiendo (véase la sección "Guardián de la Tierra: Los polos en peligro"), los glaciares se están retirando y desapareciendo (FIGURA 27-18). En el Parque Nacional de los Glaciares sólo quedan 35 de los 150 glaciares que alguna vez cubrieron las laderas de las montañas; los científicos estiman que todos estos glaciares terminarán por desaparecer en los próximos 30 años. La capa de hielo de Groenlandia se está derritiendo con el doble de rapidez que hace una década, liberando 221 kilómetros cúbicos de agua al Océano Atlántico cada año. Conforme los casquetes polares y los glaciares se derritan y las aguas de los océanos se expandan en respuesta al calentamiento atmosférico, los niveles de los mares se elevarán, poniendo en peligro las ciudades costeras e inundando las tierras húmedas de los litorales. El *permafrost* o permahielo (la capa subterránea de hielo) de Alaska se está derritiendo, lanzando lodo a los ríos, destruyendo las zonas de desove del salmón y liberando CO_2 a la atmósfera conforme la materia orgánica atrapada se descompone. En Siberia, una región de turba congelada del tamaño de Francia y Alemania en conjunto se está derritiendo, creando ciénagas gigantescas que podrían liberar miles de millones de toneladas de metano (un gas que atrapa calor y que es mucho más potente que el CO_2) a la atmósfera. El *permafrost* que se derrite es un ejemplo de retroalimentación positiva, en el que un resultado del calentamiento global, en este caso la liberación de gases de invernadero adicionales, acelera el proceso de calentamiento.

Se prevé un clima más extremoso

Muchos científicos creen que el calentamiento global ya está afectando el clima. Estudios recientes han documentado que,





FIGURA 27-18 Los glaciares se están derritiendo
Fotografías tomadas desde el mismo punto en 1904 (arriba) y 2004 (abajo) documentan el retiro del glaciar Carroll en la bahía Glacier, Alaska.

durante los últimos 35 años, tanto la intensidad como la duración de los huracanes se han incrementado en un 50 por ciento, duplicando la rapidez del viento y la destrucción en las categorías más altas (categorías 4 y 5), como sucedió con el huracán Katrina, que devastó la ciudad de Nueva Orleáns en 2005. Los expertos predicen que, a medida que el mundo se calienta, las sequías durarán más y serán más severas, mientras que otras regiones sufrirán inundaciones. Los científicos del Centro Nacional para la Investigación Atmosférica de Estados Unidos reportan que desde la década de 1970, el área de la Tierra que recibe los efectos de sequías severas se ha duplicado del 15 al 30 por ciento como resultado del aumento de temperaturas y la disminución de las lluvias locales. Las consecuencias en la agricultura como resultado del clima extremoso podrían ser desastrosas para las naciones que apenas consiguen alimentar a sus habitantes.

La vida silvestre resulta afectada

Biólogos de todo el mundo están documentando los cambios en la flora y la fauna silvestres en relación con el calentamiento del planeta. Las repercusiones del calentamiento global en los bosques podrían ser profundas. Los incendios, alimentados por la sequía y los bosques demasiado densos resultado de la supresión de incendios en el pasado, han arrasado con extensas áreas del oeste de Estados Unidos y Alaska, liberando aún más dióxido de carbono a la atmósfera. Conforme el mundo se calienta, la distribución de los árboles cambiará, con base en su tolerancia al calor. Por ejemplo, los maples de azúcar podrían desaparecer de los bosques del noreste de Estados Unidos, mientras que los bosques del sureste podrían ser remplazados por pastizales. Es probable que los arrecifes de coral, ya en tensión por las actividades humanas, sufran aún más daños por las aguas más calientes, que eliminarán las algas simbióticas que les proveen energía. Los corales se enfrentan a mayores amenazas porque, conforme los océanos absorben más CO_2, las aguas se están volviendo más ácidas, lo que dificulta que los corales formen sus esqueletos calizos.

Los reportes de cambios provienen de todo el mundo. En Europa la temporada de crecimiento de las plantas ha aumentado en más de 10 días a lo largo de los últimos 28 años. Los arrendajos mexicanos del sur de Arizona están anidando 10 días antes que en 1971. Muchas especies de mariposas y aves han desplazado sus dominios hacia el norte. En el Reino Unido y el noreste de Estados Unidos, las flores de primavera están floreciendo más pronto. Aunque cada informe individual podría atribuirse a otros factores, el peso acumulado de los datos de diversas fuentes de todo el mundo constituye un fuerte indicio de que ya se han iniciado cambios biológicos relacionados con el calentamiento. También se prevé que el calentamiento global incremente las poblaciones de organismos que transmiten enfermedades tropicales, como los mosquitos transmisores del paludismo, lo que tendrá consecuencias negativas para la salud de la humanidad.

¿Cómo está respondiendo la humanidad a esta amenaza?

De acuerdo con el hito que representa el Tratado de Kyoto, negociado en 1997 y puesto en marcha en 2005, son 35 las naciones industrializadas las que se comprometieron a reducir sus emisiones colectivas de gases de invernadero en un 5.2

GUARDIÁN DE LA TIERRA Los polos en peligro



En los polos opuestos de la Tierra, el Ártico y el Antártico, el hielo se está derritiendo. La península Antártica es vulnerable de forma singular al calentamiento global porque su temperatura promedio a lo largo del año se acerca al punto de congelación del agua. En los últimos 50 años, la temperatura alrededor de la península se ha incrementado aproximadamente unos 2.5°C, mucho más rápido que el promedio global. Desde 1995, unos 5,180 kilómetros cuadrados de plataformas de hielo de la península Antártica se han desintegrado; de acuerdo con muestras de hielo, los científicos creen que estas plataformas habían existido durante miles de años. La pérdida de las plataformas flotantes de hielo tiene consecuencias de gran alcance. El hielo del mar crea condiciones que favorecen el abundante crecimiento del fitoplancton y las algas. Estos productores primarios proveen alimento a las larvas de krill, unos crustáceos semejantes a los camarones que son una especie clave en la red alimentaria del Antártico. El krill constituye una porción importante de la dieta de las focas, los pingüinos y varias especies de ballenas. Pero durante los últimos 30 años, las poblaciones de krill en el suroeste del Atlántico han disminuido aproximadamente en un 80 por ciento. Angus Atkinson, investigador del instituto British Antarctic Survey, considera que la disminución está vinculada con la pérdida de hielo del mar. Un escenario probable es que conforme las plataformas de hielo se reducen, las algas que crecen debajo de ellas no lograrán sobrevivir, por lo que el krill que depende de esas algas morirá de inanición. Los investigadores están preocupados de que la desaparición del krill repercuta en la cadena alimentaria, provocando la muerte por inanición de ballenas, focas y pingüinos. Los pingüinos de Adelia pasan sus inviernos en las plataformas de hielo del Antártico, alimentándose de krill. Aunque la mayor parte de las poblaciones de pingüinos del Antártico permanecen saludables, el investigador William Fraser, quien ha estudiado a los pingüinos del Antártico durante 30 años, reporta que la población de los pingüinos de Adelia en la zona occidental de la península Antártica ha perdido unas 10,000 parejas en edad reproductiva desde 1975.

En los confines de la Tierra, las temperaturas árticas se han elevado casi el doble de rápido que la temperatura promedio en el mundo, provocando una disminución del 20 al 30 por ciento del hielo del mar ártico de finales del verano durante los últimos 30 años. Se prevén mayores cambios para el próximo siglo, incluyendo aumentos de temperatura de 4 a 8°C. En un perturbador ejemplo de retroalimentación positiva, el hielo que se derrite acelerará el calentamiento, porque el hielo refleja entre el 80 y el 90 por ciento de la energía solar que choca contra él, pero el agua del océano expuesta cuando el hielo desaparece absorbe la mayor parte de la energía solar, convirtiéndola en calor.

El hielo del mar Ártico es esencial para los osos polares y las focas anilladas, su principal fuente de alimento. La pérdida total del hielo marino, que algunos científicos creen que ocurrirá durante el próximo siglo, significaría la extinción casi segura de los osos polares en vida silvestre. En la bahía de Hudson en Canadá, el hielo del mar se está rompiendo tres semanas antes de lo que lo hacía hace 30 años, privando a los osos de la primera oportunidad de cazar focas anilladas sobre el hielo (**FIGURA E27-2**). Como resultado, los osos polares de la bahía de Hudson ahora comienzan el verano con un 15 por ciento menos de su peso (lo que representa unos 70 kilos menos para un macho adulto). Hembras más delgadas producen menos crías con una menor tasa de supervivencia, por lo que la población local de osos ha disminuido en un 22 por ciento desde 1987. Los hambrientos osos polares están invadiendo cada vez más las poblaciones del norte de Canadá y Alaska, donde con frecuencia se les recibe con disparos de escopeta. Los osos polares son ágiles nadadores; pero en los últimos tiempos se les ha visto nadar a unos 100 kilómetros de las costas, una distancia mucho mayor de la que acostumbraban, puesto que los témpanos de hielo se derriten. Se han encontrado varios osos muertos flotando después de una tormenta; se cree que se ahogaron al encontrarse demasiado lejos de la costa como para nadar hacia un lugar seguro.

El Refugio Nacional de la Vida Silvestre del Ártico es el lugar donde se encuentra el mayor número de guaridas de osos en Alaska. Durante el último otoño, los osos polares se congregaron a lo largo de la línea costera del refugio. Más osos se están congregando ahí conforme el hielo se retira de la línea costera. Sin embargo, en Estados Unidos hay una continua presión política para abrir el refugio y dar paso a la extracción de petróleo. Irónicamente, los osos polares están amenazados no sólo por el cambio climático, sino también por la extracción de petróleo para alimentar el voraz apetito del país por los combustibles fósiles, que contribuirán a incrementar aún más el calentamiento global.



FIGURA E27-2 Los osos polares sobre una delgada capa de hielo
La pérdida del hielo en la zona del ártico amenaza la supervivencia de los osos polares.

por ciento con respecto a los niveles de 1990. El tratado exime a los países en desarrollo (donde reside la mayor parte de la población mundial), cuyas emisiones por persona son sumamente bajas, y cuyos intentos por incrementar los niveles de vida no pueden consolidarse sin aumentar las emisiones de gases de invernadero. Aunque 159 naciones ratificaron (es decir, acordaron poner en marcha) el tratado, Estados Unidos —el principal generador de gases de invernadero del mundo— se rehusó. No obstante, con gran entusiasmo, varias entidades de Estados Unidos (incluida California) y alcaldes de muchas ciudades se comprometieron a adoptar pautas semejantes a las establecidas en el Tratado de Kyoto de forma independiente. Aunque los esfuerzos en todo el mundo son esenciales, nuestras elecciones individuales también pueden tener un gran efecto colectivo, como se describe en la sección "Enlaces con la vida: Es posible hacer una diferencia".

Es posible hacer una diferencia

Con menos del 5 por ciento de la población mundial, Estados Unidos es responsable por aproximadamente el 25 por ciento de los gases de invernadero del mundo. Las emisiones totales de gases de invernadero de ese país alcanzan las 6 toneladas (5 toneladas métricas) de carbono por persona cada año, más que cualquier otro país del planeta.

¿Es posible que las acciones de un individuo hagan la diferencia? Jonathan Foley, de la Universidad de Wisconsin, así lo cree. Foley está a la vanguardia de la investigación sobre el clima y encabezó un equipo que desarrolló uno de los primeros modelos por computadora del cambio climático global para considerar las repercusiones de los sistemas biológicos y el uso que hacen de la tierra los humanos (como convertir bosques en tierras de cultivo) sobre el clima. En 1998 Jon y su esposa Andrea, al reconocer que las decisiones y elecciones individuales pueden tener un efecto significativo sobre las emisiones de gases de invernadero y el cambio climático resultante, tomaron una decisión: reducir el uso de energía de su familia y las emisiones de dióxido de carbono a la mitad. Los Foley y su pequeña hija vivían en una casa de cinco habitaciones a 48 kilómetros de sus centros de trabajo; Jon y Andrea utilizaban, cada uno, un automóvil para recorrer unos 96 kilómetros al día. Primero, se mudaron a una casa más pequeña pero mucho más cercana al trabajo. Un visitante a la nueva casa de los Foley —cálida y acogedora en invierno y fresca durante el verano— jamás se imaginaría cuán poca energía consume. Las grietas se sellaron y el ático se aisló. Cada aparato electrodoméstico se eligió en función de su eficiencia en el consumo de energía. Pequeñas bombillas fluorescentes, que consumen un 75 por ciento menos de energía que las incandescentes, brindan luz en toda la casa. Unos decorativos ventiladores que cuelgan de los techos reducen la necesidad de utilizar el aire acondicionado durante el verano. Unos colectores solares suministran unos dos tercios de las necesidades de calentar agua, mientras los vidrios de las ventanas de baja emisión permiten la entrada de la luz solar y reducen la pérdida de calor en invierno. Los Foley ahora utilizan bicicletas o toman el autobús para ir al trabajo, pero también disfrutan su automóvil híbrido Toyota Prius que consume gasolina y energía eléctrica, el cual rinde casi 80 kilómetros por galón en los trayectos dentro de la ciudad. ¿Habrán alcanzado su meta? En los dos años posteriores a su decisión, los Foley, quienes ahora tienen dos hijas, redujeron su consumo de energía aproximadamente en un 65 por ciento. Foley afirma:

> Reducir las emisiones de gases de invernadero no implica de ningún modo un "sacrificio". Redujimos nuestras emisiones en más del 50 por ciento, y ahora los recibos de consumo de energía eléctrica son menores, tenemos una casa más confortable, más tiempo para dedicar a nuestra familia y una mejor calidad de vida. Los estadounidenses pueden obtener mucho si reducen el consumo de combustibles fósiles: menores emisiones de gases de invernadero, mejor calidad del aire en nuestras ciudades, menos dependencia de las importaciones de petróleo, entre otras ventajas. Éste es un escenario de triunfo, así que, ¿por qué no empeñarse en conseguirlo?

Recientemente, programas innovadores por todo el mundo (como Carbonfund.org) están proponiendo otras formas de llevar a cabo ese "empeño" individual. Las iniciativas de *compensación del carbono* ayudan a la gente a realizar una compensación por el carbono que liberan invirtiendo en proyectos que alientan una mayor eficiencia en el consumo de energía, el uso de energía renovable y la reforestación. Por ejemplo, si tu auto tiene un rendimiento de 48 kilómetros por galón y manejas 19,000 kilómetros por año, tu auto liberará unas 3.5 toneladas de CO_2 (o una tonelada de carbono). Carbonfund.org te permite elegir proyectos donde la inversión reducirá las emisiones de CO_2 por alrededor de $5 por tonelada. Ésta y muchas otras iniciativas de compensación del carbono (véase la sección al respecto en http://www.ecobusinesslinks.com) constituyen una excelente forma de mejorar las elecciones personales del estilo de vida y reducir sus efectos ulteriores. ¿Puedes hacer la diferencia? ¡La respuesta es un rotundo "Sí"!

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO EL REGRESO DEL SALMÓN

Los científicos que investigan el regreso del salmón rojo a las corrientes de Alaska son testigos de una maravillosa vista. Cientos de cuerpos de color rojo brillante se retuercen en el agua tan superficialmente que apenas si los cubre. Una hembra agita su cola, excavando una depresión poco profunda en la grava donde libera sus óvulos de color rojo coral; mientras tanto, un macho los baña con sus espermatozoides. Pero después de su larga y agotadora migración, estos salmones adultos mueren. Su carne es destrozada, sus músculos se degradan y el acto final de reproducción consume su último remanente de energía. Pronto, la corriente estará llena de cuerpos en agonía, muertos y en descomposición, lo que representa una abundancia de nutrimentos inimaginable en cualquier otra época del año. Las águilas, los osos pardos y las gaviotas se congregan para atiborrarse con la efímera recompensa. Las moscas se reproducen en los cadáveres, sirviendo de alimento a arañas, aves y truchas. Los ciclos de reproducción de las poblaciones locales de visones se han desarrollado en función del acontecimiento; las hembras lactan precisamente cuando los salmones les proveen abundante alimento. Los estudios de los isótopos revelan que más de una cuarta parte del nitrógeno que se incorpora a las hojas de los árboles y arbustos cercanos a estas corrientes proviene de los cuerpos de los salmones. Los investigadores estiman que 230 millones de kilogramos de salmón migran corriente arriba en el noroeste del Pacífico de Estados Unidos cada año, aportando cientos de miles de kilogramos de nitrógeno y fósforo tan sólo al río Columbia. Ahora, debido a factores que incluyen la pesca excesiva, la construcción de presas en los ríos, el desvío de las aguas para labores de irrigación, los escurrimientos de las actividades agrícolas y la contaminación de los estuarios (donde varias especies de salmón pasan buena parte de su ciclo de vida), las poblaciones migratorias de salmón en la región han disminuido en un 90 por ciento en relación con el siglo pasado. La red de vida que dependía del enorme flujo de nutrimentos que circulaba corriente arriba cada año se ha perturbado.

Piensa en esto Algunas poblaciones de salmón se han reducido tanto que ameritan protección de la Ley de Especies en Peligro de Extinción. Algunos argumentan que, puesto que el salmón también se cultiva con fines comerciales en estanques artificiales, no requiere de protección legal. Mientras tanto, los investigadores que estudian el salmón rey cultivado en estanques artificiales advirtieron una disminución del 25 por ciento en el tamaño promedio de los huevos de salmón en apenas cuatro generaciones. Estos huevos producen peces de menor tamaño. Con base en esta información, explica por qué los ecologistas y conservacionistas están solicitando que se proteja al salmón en estado silvestre.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

27.1 ¿Cuáles son las trayectorias de la energía y de los nutrimentos?

Los ecosistemas se sostienen gracias a un flujo continuo de energía de la luz solar y un reciclado constante de los nutrimentos.

Web tutorial 28.1 Flujo de energía y redes alimentarias

27.2 ¿Cómo fluye la energía a través de las comunidades?

La energía entra en la parte biótica de los ecosistemas cuando los autótrofos la aprovechan durante la fotosíntesis. La productividad primaria neta es la cantidad de energía que los autótrofos almacenan en una unidad de área específica a lo largo de un lapso determinado.

Los niveles tróficos describen las relaciones de alimentación de los ecosistemas. Los autótrofos son los productores y constituyen el nivel trófico inferior. Los herbívoros ocupan el segundo nivel como consumidores primarios. Los carnívoros se comportan como consumidores secundarios cuando se alimentan de herbívoros y como consumidores terciarios o de un nivel más alto cuando comen otros carnívoros. Los omnívoros, que consumen tanto plantas como otros animales, ocupan múltiples niveles tróficos.

Las relaciones de alimentación en las que cada nivel trófico está representado por un organismo se llaman *cadenas alimentarias*. En los ecosistemas naturales las relaciones de alimentación son mucho más complejas y se describen como redes alimentarias. Los comedores de detritos y los descomponedores, que digieren los cadáveres y los desechos, utilizan y liberan la energía almacenada en éstos y ponen en libertad nutrimentos que son aprovechados de nuevo. En general, sólo alrededor del 10 por ciento de la energía captada por los organismos de un nivel trófico se convierte en el cuerpo de los organismos del nivel inmediato superior. Cuanto más elevado es un nivel trófico, menos energía está disponible para su sostenimiento. En consecuencia, las plantas son más abundantes que los herbívoros y éstos son más comunes que los carnívoros. El almacenamiento de energía en cada nivel trófico se ilustra gráficamente en forma de una pirámide de energía. La pirámide de energía explica la amplificación biológica, que es el proceso por el que las sustancias tóxicas se acumulan en concentraciones cada vez mayores en los niveles tróficos progresivamente más altos.

27.3 ¿Cómo se desplazan los nutrimentos dentro de los ecosistemas y entre ellos?

El ciclo de un nutrimento representa el desplazamiento de la reserva de éste (que por lo regular se encuentra en la parte abiótica, esto es, inanimada, del ecosistema) a la parte biótica, o animada, del ecosistema y de regreso a la reserva, donde nuevamente queda a disposición de los productores. Las reservas de carbono comprenden los océanos, la atmósfera y los combustibles fósiles. El carbono entra en los productores por la vía de la fotosíntesis. A partir de los autótrofos, el carbono recorre la red alimentaria y es liberado en la atmósfera en forma de CO_2 durante la respiración celular.

La reserva principal de nitrógeno es la atmósfera. Las bacterias y las actividades industriales de los humanos convierten el nitrógeno gaseoso en amoniaco y nitrato, que las plantas pueden utilizar. El nitrógeno pasa de los productores a los consumidores y es devuelto al ambiente por medio de la excreción, gracias a las actividades de los comedores de detritos y los descomponedores.

La reserva de fósforo está en las rocas, en forma de fosfato, que se disuelve en el agua de lluvia. Los organismos fotosintéticos absorben el fosfato, que luego recorre las redes alimentarias. Parte del fosfato se excreta; los descomponedores devuelven el resto al suelo y al agua. Otra parte es arrastrada a los océanos, donde se deposita en los sedimentos marinos. Los seres humanos extraen las rocas ricas en fosfato para producir fertilizantes.

La reserva principal de agua son los océanos. La energía solar evapora el agua, que regresa a la superficie terrestre en forma de precipitación. El agua entra en los lagos y depósitos subterráneos y fluye por los ríos, que desembocan en los océanos. Las plantas y los animales absorben agua directamente; el agua también transita por las redes alimentarias. Una pequeña cantidad se combina con CO_2 durante la fotosíntesis para formar moléculas de alta energía.

Web tutorial 28.2 El ciclo del carbono y el calentamiento global

Web tutorial 28.3 El ciclo del nitrógeno

Web tutorial 28.4 El ciclo hidrológico

27.4 ¿A qué se debe la "lluvia ácida"?

Cuando las actividades humanas interfieren en el funcionamiento natural de los ecosistemas se generan problemas ambientales. Los procedimientos industriales emiten sustancias tóxicas y producen más nutrimentos de los que los ciclos de nutrimentos pueden procesar con eficiencia. En virtud del consumo masivo de combustibles fósiles, hemos sobresaturado los ciclos naturales del carbono, el azufre y el nitrógeno. La quema de combustibles fósiles libera dióxido de azufre y óxidos de nitrógeno. En la atmósfera, estas sustancias se convierten en ácido sulfúrico y ácido nítrico, que luego regresan a la Tierra en forma de sedimentación ácida, incluida la lluvia ácida. La acidificación de los ecosistemas de agua dulce ha reducido sustancialmente su capacidad de sostener la vida, en particular en la zona oriental de Estados Unidos. A grandes alturas, la sedimentación ácida provoca daños significativos en muchos bosques del este y amenaza otros por todo el territorio de ese país.

27.5 ¿Qué provoca el calentamiento global?

La quema de combustibles fósiles incrementa sustancialmente el dióxido de carbono (un gas de invernadero) en la atmósfera. Tal incremento se correlaciona con el aumento global de las temperaturas; casi todos los científicos especializados en el estudio de la atmósfera sostienen que el calentamiento global es resultado de las actividades industriales de los seres humanos. El calentamiento global provoca que los hielos de gran antigüedad se derritan; también influye en la distribución y las actividades estacionales de la vida silvestre. Los científicos creen que el calentamiento global está comenzando a tener un efecto importante sobre los patrones climáticos y de lluvia, con resultados impredecibles.

TÉRMINOS CLAVE

amplificación biológica *pág. 554*
autótrofo *pág. 549*
biodegradable *pág. 554*
biomasa *pág. 549*
cadena alimentaria *pág. 550*
calentamiento global *pág. 561*
carnívoro *pág. 550*
ciclo biogeoquímico *pág. 555*
ciclo hidrológico *pág. 558*
ciclos de nutrimentos *pág. 555*
combustible fósil *pág. 556*
comedores de detritos *pág. 552*
consumidor *pág. 549*
consumidor primario *pág. 550*
consumidor secundario *pág. 550*
consumidor terciario *pág. 550*
deforestación *pág. 561*
descomponedores *pág. 552*
efecto de invernadero *pág. 561*
gas de invernadero *pág. 561*
herbívoro *pág. 550*
heterótrofo *pág. 549*
nivel trófico *pág. 550*
omnívoro *pág. 552*
pirámide de energía *pág. 553*
productividad primaria neta *pág. 549*
productor *pág. 549*
red alimentaria *pág. 550*
reserva *pág. 555*
sedimentación ácida *pág. 559*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. ¿Por qué el flujo de energía en los ecosistemas es fundamentalmente diferente del flujo de nutrimentos?
2. ¿Qué es un organismo autótrofo? ¿Qué nivel trófico ocupa y cuál es su importancia en los ecosistemas?
3. Define el concepto de *productividad primaria*. Pronosticarías una mayor productividad ¿en un estanque de granja o en un lago alpino? Defiende tu respuesta.
4. Menciona los tres primeros niveles tróficos. Entre los consumidores, ¿cuáles son los más abundantes? ¿Por qué esperarías una mayor biomasa de plantas que de herbívoros en cualquier ecosistema? Relaciona tu respuesta con la "ley del 10 por ciento".
5. ¿Cuál es la diferencia entre las cadenas alimentarias y las redes alimentarias? ¿Cuál es la representación más exacta de las relaciones de alimentación efectivas en los ecosistemas?
6. Define a los *comedores de detritos* y a los *descomponedores*; explica su importancia en los ecosistemas.
7. Describe el desplazamiento del carbono de su reserva a la comunidad biótica y de vuelta a la reserva. ¿De qué modo han alterado las actividades humanas el ciclo del carbono y cuáles son sus implicaciones para el clima en el futuro?
8. Explica cómo pasa el nitrógeno del aire a una planta.
9. Describe la trayectoria de una molécula de fósforo de una roca rica en fosfato al DNA de un carnívoro. ¿Por qué el ciclo del fósforo es fundamentalmente distinto de los ciclos del carbono y del nitrógeno?
10. Describe el desplazamiento de una molécula de agua desde el momento en que abandona el océano hasta que llega una planta, para finalmente regresar al océano; describe todos los pasos y procesos intermedios.

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. ¿Qué podría hacer tu escuela o universidad para reducir su contribución a la lluvia ácida y al calentamiento global? Sé específico en tu respuesta y, de ser posible, propón soluciones alternativas y funcionales a las prácticas vigentes.
2. Define y cita un ejemplo de *amplificación biológica*. ¿Qué características poseen los materiales que experimentan amplificación biológica? ¿En qué niveles tróficos son más graves los problemas? ¿Por qué?
3. Comenta la contribución del crecimiento demográfico a *a*) la lluvia ácida y *b*) el efecto de invernadero.
4. Describe lo que le ocurriría a una población de ciervos si se eliminaran todos los depredadores y se prohibiera la caza. Incluye los efectos en la vegetación, además de los efectos en la población misma de ciervos. Relaciona tu respuesta con la capacidad de carga, conforme a lo que se estudió en el capítulo 25.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Gorman, C. "Global Warming: How It Affects Your Health". *Time*, 3 de abril de 2006. La tendencia hacia el calentamiento global podría causar más muertes por los climas extremosos y la propagación de los mosquitos transmisores del paludismo.

Kluger, J. "The Turning Point". *Time*, 3 de abril de 2006. Los casquetes polares se derriten, las sequías se incrementan, la vida silvestre se desvanece y los efectos del calentamiento global podrían crear ciclos de retroalimentación positiva que agraven aún más el problema.

Krajick, K. "Long-Term Data Show Lingering Effects from Acid Rain". *Science*, 13 de abril de 2001. Los efectos nocivos de la lluvia ácida persisten, mientras que los niveles de control son inadecuados para restablecer la salud del ecosistema.

Milius, S. "Decades of Dinner". *Science News*, 7 de mayo de 2005. El cuerpo de una ballena en el lecho marino constituye la base para una comunidad subacuática.

Moore, K. D. y Moore, J. W. "The Gift of Salmon". *Discover*, mayo de 2003. Los salmones que migran corriente arriba, para desovar y luego morir, invierten la trayectoria habitual de los nutrimentos y ayudan a reabastecer aquellos que transitan corriente abajo durante el resto del año.

Pearce, F. "The Parched Planet". *New Scientist*, febrero de 2006. La sequía combinada con la extracción no sustentable de las aguas subterráneas amenaza la producción de alimentos, particularmente en los países en desarrollo.

Walsh, B. "The Impacts of Asia's Giants". *Time*, 3 de abril de 2006. El desarrollo de India y China tendrá profundas repercusiones en el futuro del planeta.

Wright, K. "Our Preferred Poison". *Discover*, marzo de 2005. El mercurio bioacumulado amenaza a los animales en los niveles tróficos superiores, incluidos los seres humanos.

CAPÍTULO

28 Los diversos ecosistemas de la Tierra



Kahindi Samson atrapa una mariposa. Imágenes en recuadro: **(arriba)** Mariposa pensamiento de color azul marino. **(abajo)** Identificación y clasificación de pupas para su envío.

DE UN VISTAZO

ESTUDIO DE CASO: Alas de esperanza

28.1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra?

El Sol es el motor del clima y del estado del tiempo

Muchos factores físicos también influyen en el clima

28.2 ¿Qué condiciones son necesarias para la vida?

28.3 ¿Cómo se distribuye la vida en el medio terrestre?

Guardián de la Tierra: El agujero de ozono, una abertura en nuestro escudo protector

Los biomas terrestres sostienen comunidades vegetales características

Enlaces con la vida: ¿Disfrutar del chocolate y salvar selvas tropicales?

La precipitación pluvial y la temperatura determinan la vegetación que un bioma es capaz de sostener

28.4 ¿Cómo se distribuye la vida en el medio acuático?

Los ecosistemas de agua dulce incluyen lagos, corrientes y ríos

Los ecosistemas marinos cubren gran parte de la Tierra

28.5 Los ecosistemas de México

Selva húmeda y subhúmeda

Selva seca

Zonas áridas y semiáridas

Bosque frío

Vegetación acuática y subacuática

Fauna

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Alas de esperanza



ESTUDIO DE CASO ALAS DE ESPERANZA

PARA CONTRIBUIR AL SOSTENIMIENTO Y LA ALIMENTACIÓN de sus cinco hermanos y hermanas menores, Kahindi Samson, a los 12 años, comenzó a internarse a escondidas en la selva de Arabuko-Sokoke. Kahindi cazaba antílopes en peligro de extinción y derribaba viejos árboles que servían de hogar al autillo de Sokoke. Esta preciosa selva keniana está protegida por el gobierno al ser el remanente más grande de la selva costera de África oriental y refugio final de aves y mamíferos en peligro de extinción, que han sido desplazados por el crecimiento de la población humana. Sin embargo, para los agricultores de las tierras circundantes, la selva era el enemigo, hogar de elefantes y babuinos que salían de noche a comerse sus cultivos. Casi todos deseaban que se talara la selva.

Ian Gordon, un ecologista especializado en mariposas, contemplaba con alarma la cacería furtiva y la tala de árboles; la selva de Arabuko-Sokoke es el hogar de 250 especies de mariposas. Incapaz de mantenerse al margen sin poder hacer nada, Gordon fundó el Proyecto Kipepeo, que significa "mariposa" en el idioma suajili. Su misión era convencer a los escépticos agricultores locales de cultivar mariposas en vez de plantas. Actualmente, Kahindi entra en la selva con un permiso y una red para mariposas; después, pone las mariposas hembra preñadas que atrapó en una jaula afuera de su casa. Una vez que los huevecillos eclosionan, Kahindi engorda las orugas con hojas que recolecta en la selva. Antes de un mes, las orugas están listas para formar pupas y ser enviadas a Estados Unidos y Europa, donde eclosionarán en medio de la exuberante vegetación tropical de los jardines de mariposas, para deleite de los visitantes que nunca habían contemplado el esplendor de las mariposas de la selva tropical. Kahindi es uno de los 650 trabajadores locales de mariposas que ahora dependen de la selva de Arabuko-Sokoke para ganarse la vida y que viven mucho mejor que antes. "Antes queríamos que la selva desapareciera", dice la cultivadora de mariposas Priscilla Kiti, "pero ahora nos ganamos la vida principalmente cultivando mariposas, así que, si talan los árboles, las cosas se van a poner muy difíciles".

28.1 ¿QUÉ FACTORES INFLUYEN EN EL CLIMA DE LA TIERRA?

En la distribución de la vida, especialmente la terrestre, influyen en altísimo grado tanto el estado del tiempo como el clima. El **estado del tiempo**, o tiempo meteorológico, se refiere a las fluctuaciones de corto plazo de la temperatura, la humedad, la nubosidad, el viento y la precipitación en una región durante periodos de horas o días. El **clima**, en cambio, se refiere a los regímenes de tiempo meteorológico que prevalecen año con año, o incluso de un siglo a otro, en una región determinada. El intervalo de temperaturas y la cantidad de luz solar y de agua determinan el clima de una región dada. En tanto que el estado del tiempo afecta a los organismos individuales, el clima influye en la distribución general de toda la especie y la limita.

El Sol es el motor del clima y del estado del tiempo

Un gran motor termonuclear, el Sol, rige tanto el clima como el estado del tiempo. La energía solar llega a la Tierra en forma de radiación de muy diversas longitudes de onda; el espectro abarca los rayos ultravioleta (UV) de alta energía y longitud de onda corta, la luz visible y las largas longitudes de onda infrarrojas que producen calor. La energía solar que llega a la Tierra impulsa el viento, las corrientes oceánicas y el ciclo hidrológico global. No obstante, antes de alcanzar la superficie terrestre, la luz solar sufre modificaciones por parte de la atmósfera. Existe una capa relativamente rica en ozono (O_3) en la atmósfera media. Esta *capa de ozono* absorbe buena parte de la radiación UV de alta energía proveniente del Sol, la cual daña las moléculas biológicas (véase la sección "Guardián de la Tierra: El agujero de ozono, una abertura en nuestro escudo protector"). El polvo, el vapor de agua y las nubes dispersan la luz y reflejan parte de la energía hacia el espacio. El dióxido de carbono, el vapor de agua, el metano y otros *gases de invernadero* absorben de forma selectiva la energía de longitudes de onda infrarrojas y atrapan el calor en la atmósfera. Las actividades humanas han elevado los niveles de gases de invernadero, como se describió en el capítulo 27.

Sólo alrededor de la mitad de la energía solar que llega a la atmósfera incide efectivamente en la superficie terrestre. De esa cantidad, una pequeña fracción se refleja de inmediato hacia el espacio; las plantas y los microorganismos fotosintéticos captan otra fracción de poca magnitud y la utilizan para realizar la fotosíntesis; el resto se absorbe en forma de calor. Tarde o temprano, casi toda la energía solar que llega vuelve al espacio, ya sea en forma de luz o de radiación infrarroja (calor). La energía solar, almacenada temporalmente en forma de calor por la atmósfera y la superficie terrestre, mantiene la relativa calidez de nuestro planeta.

Muchos factores físicos también influyen en el clima

Numerosos factores físicos influyen en el clima. Entre los más importantes están la curvatura de la Tierra y su eje inclinado conforme gira alrededor del Sol. Estos factores provocan un calentamiento desigual de la superficie y los cambios de estaciones de acuerdo con la dirección de la luz solar al norte y sur del ecuador. El calentamiento desigual, aunado al movimiento de rotación de la Tierra, genera corrientes de aire y de los océanos, las cuales, a la vez, se ven modificadas por las masas de tierra con formas irregulares.

La curvatura de la Tierra y su inclinación influyen en el ángulo en el que incide la luz solar

La cantidad de luz solar que incide sobre una zona determinada de la Tierra tiene un efecto importante sobre las temperaturas anuales promedio. En el ecuador, la luz solar incide sobre la superficie terrestre casi en ángulo recto, haciendo que el estado del tiempo sea cálido casi siempre. Más al norte o más al sur, los rayos solares inciden sobre la superficie terrestre con una mayor inclinación. Este ángulo dispersa la misma cantidad de luz solar sobre una zona de mayor tamaño, produciendo, en general, temperaturas más bajas (**FIGURA 28-1**).

La *latitud*, expresada en grados, es una medida de la distancia al norte o al sur del ecuador. Este último se localiza a una latitud de 0°, mientras que los polos están a 90° de latitud norte y sur. Como la Tierra está inclinada sobre su eje de rotación

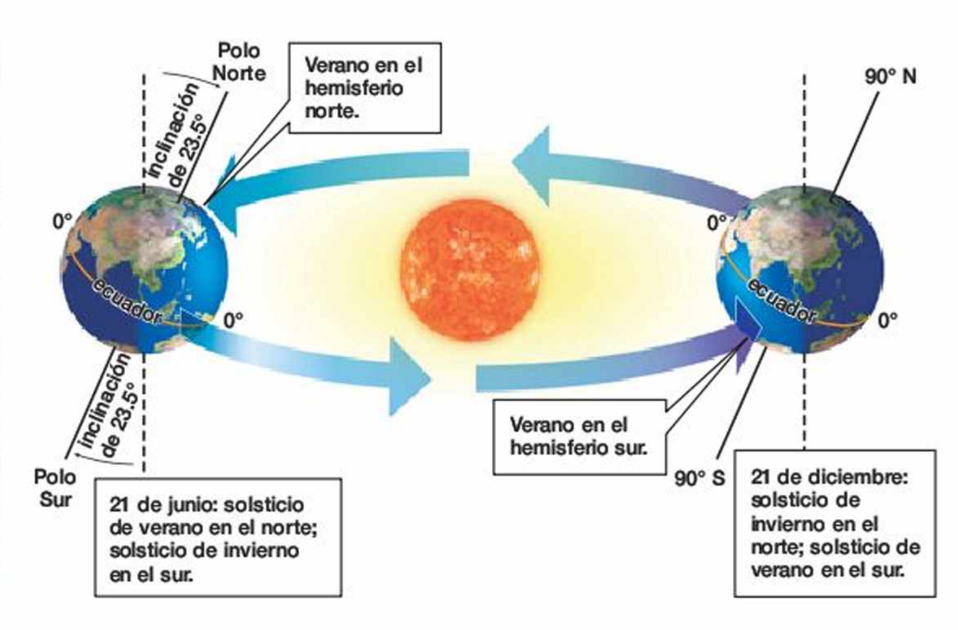


FIGURA 28-1 La curvatura y la inclinación de la Tierra generan las estaciones y el clima
Las temperaturas más altas y más uniformes se registran en el ecuador, mientras que las más bajas y variables se registran en los polos. La luz solar incide casi perpendicularmente a la superficie terrestre en el ecuador durante todo el año, en tanto que la luz que incide sobre los polos varía en las distintas estaciones y su ángulo la distribuye sobre un zona mucho más grande. La inclinación de la Tierra sobre su eje provoca variaciones estacionales de la dirección de incidencia de la luz. **PREGUNTA: Describe cómo serían las estaciones y la duración del día si el eje de rotación de la Tierra no estuviera inclinado. ¿Seguiría existiendo un gradiente de temperatura del ecuador a los polos?**

mientras efectúa su recorrido anual alrededor del Sol, las latitudes más altas experimentan a lo largo del año considerables variaciones en cuanto al ángulo en el que incide la luz solar, lo que da origen a estaciones muy pronunciadas. Por ejemplo, cuando el hemisferio norte está inclinado hacia el Sol, recibe la luz solar más directamente y experimenta el verano; cuando en ese hemisferio es invierno, el hemisferio sur alcanza su mayor acercamiento al Sol (véase la figura 28-1). A lo largo del año, la luz solar continúa incidiendo en el ecuador directamente, por lo que esta región permanece cálida y experimenta una escasa variación durante las estaciones del año.

Las corrientes de aire crean extensas regiones climáticas

La rotación de la Tierra, junto con las diferencias de temperatura entre las masas de aire, genera las corrientes eólicas. Puesto que el aire caliente es menos denso que el aire frío, cuando los rayos solares directos inciden en el ecuador, el aire caliente se eleva en esa región. El aire caliente cercano al ecuador también está cargado de agua que el calor del Sol ha evaporado (**FIGURA 28-2a**). Al elevarse el aire saturado de vapor, se enfría un poco. El aire frío no retiene tanta humedad como el aire caliente y, por esa razón, se condensa agua del aire que sube y se precipita en forma de lluvia. Los rayos directos del Sol y la precipitación pluvial que se registra cuando el aire caliente y húmedo se eleva y se enfría crean una banda en torno al ecuador que se conoce como el *trópico*. Esta región es la más calurosa y húmeda de la Tierra. El aire seco y ahora más frío fluye entonces hacia el norte y el sur desde el ecuador. Cerca de los 30° N y los 30° S, el aire se ha enfriado lo suficiente para descender. Conforme este aire baja, el calor irradiado por la Tierra lo calienta y, para cuando alcanza la superficie, ya está caliente y muy seco. No debe sorprendernos, por lo tanto, el hecho de que los principales desiertos del mundo se encuentren en esas latitudes (figura 28-2a, b). Este aire fluye entonces de nuevo hacia el ecuador. Más al norte y al sur, este régimen de circulación general se repite, depositando humedad alrededor de los 60° N y 60° S y creando condiciones extremadamente secas en los polos Norte y Sur.

Observa en la figura 28-2a que las corrientes de aire aparecen desviadas hacia la derecha (en relación con la dirección de su recorrido) en el hemisferio norte, y hacia la izquierda en el hemisferio sur. Esto se debe a que la Tierra gira de este a oeste debajo de las masas de aire. El movimiento de la superficie terrestre en relación con la atmósfera provoca que los observadores localizados en la Tierra —y los ecosistemas— experimenten vientos predominantes cuya dirección depende del régimen de circulación del aire encima de ellos. En Estados Unidos prevalecen los *vientos del oeste* (figura 28-2a; que provienen generalmente del sur y se desvían hacia la derecha), mientras que en México prevalecen los *vientos alisios del noreste* (figura 28-2a; que provienen del norte y se desvían hacia la derecha). Esta desviación de los vientos es un ejemplo del *efecto Coriolis*, que se refiere a los efectos de la rotación de la Tierra sobre las grandes masas de aire y agua que fluyen libremente en relación con la superficie terrestre.

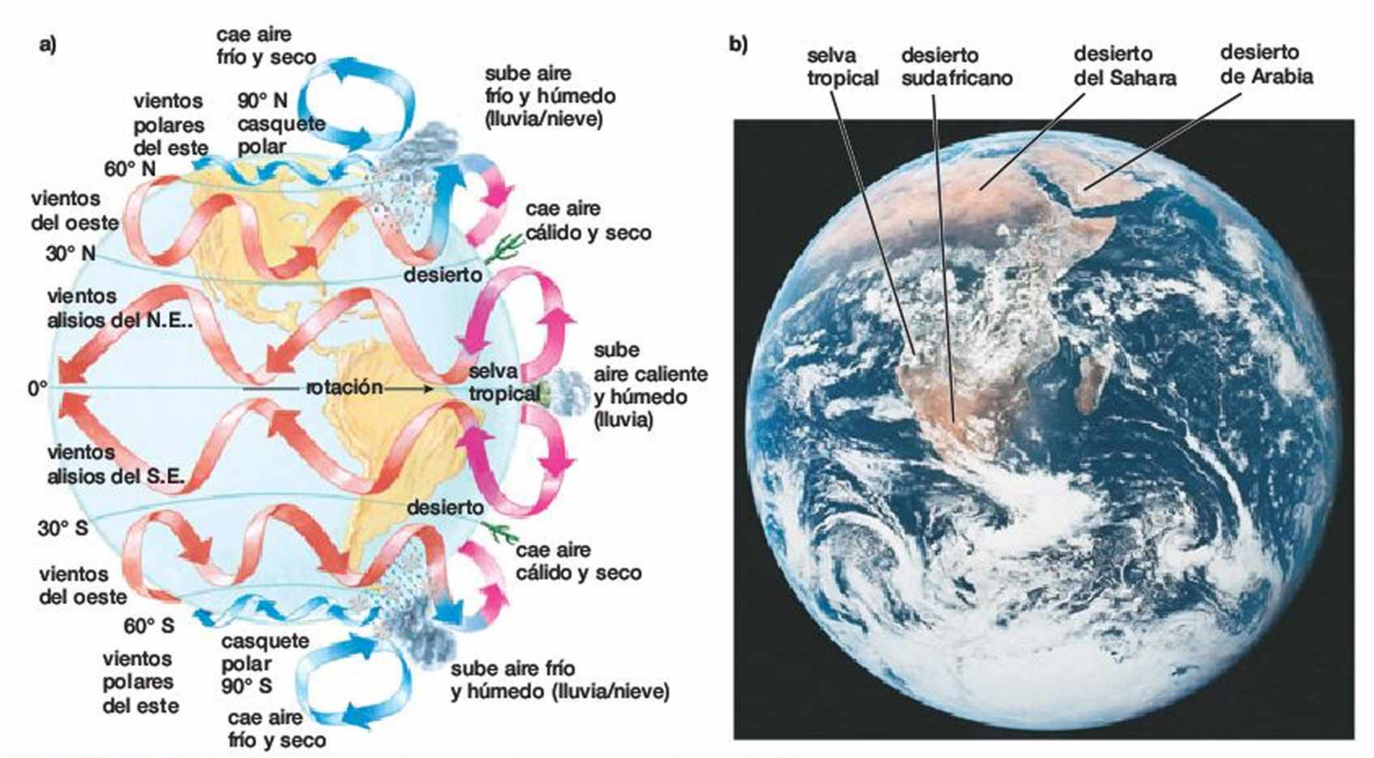


FIGURA 28-2 Distribución de las corrientes de aire y de las regiones climáticas
a) La precipitación pluvial está determinada principalmente por la distribución de las temperaturas y la rotación de la Tierra. La influencia recíproca de estos dos factores crea corrientes de aire que suben y bajan de forma predecible según la latitud, y producen extensas regiones climáticas. ***b)*** Algunas de estas regiones son visibles en esta fotografía del Continente Africano tomada desde el *Apolo 11*. A lo largo del ecuador hay espesas nubes que depositan humedad sobre las selvas tropicales de África central. Advierte la ausencia de nubes sobre los desiertos del Sahara y de Arabia cerca de los 30° N y sobre el desierto sudafricano cerca de los 30° S.

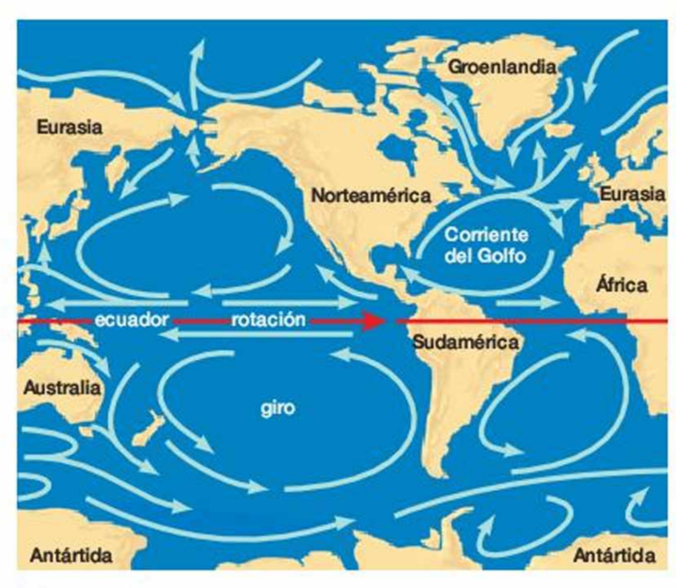


FIGURA 28-3 Las trayectorias de circulación de los océanos se llaman giros
Los giros se mueven en el sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte y en sentido contrario en el hemisferio sur. Estas corrientes tienden a distribuir el calor del ecuador a las zonas costeras septentrionales y meridionales.

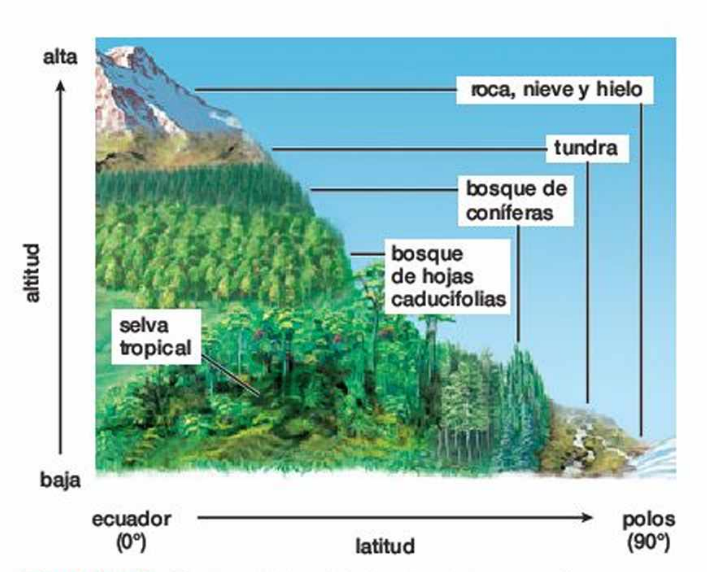


FIGURA 28-4 Efectos de la altitud sobre la temperatura
En términos de temperatura, ascender una montaña en el hemisferio norte es en cierta forma como viajar hacia el norte; en ambos casos, las temperaturas cada vez más bajas producen biomas similares.

Las corrientes oceánicas moderan los climas costeros

Las corrientes oceánicas deben su impulso a la rotación de la Tierra, a los vientos y al calentamiento directo del agua por el Sol. Los continentes interrumpen las corrientes y las descomponen en trayectorias aproximadamente circulares llamadas **giros**. El efecto Coriolis provoca que los giros se muevan en el sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte y en sentido contrario en el hemisferio sur (FIGURA 28-3). Como el agua se calienta y se enfría más lentamente que la tierra o el aire, las corrientes oceánicas tienden a moderar los extremos de temperatura. Por consiguiente, las regiones costeras tienen en general climas menos variables que las regiones próximas al centro de los continentes. Por ejemplo, el giro del Golfo —parte del giro del Océano Atlántico (figura 28-3)— lleva agua caliente de las regiones ecuatoriales hacia el norte, a lo largo de la costa oriental de Norteamérica, y crea así un clima más cálido y húmedo que el del interior del continente. Después, esta corriente lleva el agua aún cálida a regiones situadas todavía más al norte y al oriente, y calienta así la costa occidental de Europa antes de regresar al sur.

Los continentes y las montañas complican el estado del tiempo y el clima

Si la superficie terrestre fuera uniforme, las zonas climáticas formarían bandas de acuerdo con la latitud (véase la figura 28-2a). La presencia de continentes de forma irregular (que se calientan y se enfrían con relativa rapidez) en medio de los océanos (que se calientan y se enfrían con más lentitud) altera el flujo del viento y del agua y contribuye a la irregular distribución de los ecosistemas.

Las variaciones de altitud dentro de los continentes complican aún más la situación. Conforme aumenta la altitud, la atmósfera se enrarece y retiene menos calor. La temperatura desciende aproximadamente 2°C por cada 305 metros de altitud adicional. Esta característica explica por qué hay montañas cubiertas de nieve incluso en el trópico (FIGURA 28-4). También las montañas modifican los regímenes pluviales. Cuando el aire cargado de humedad se ve obligado a subir al toparse con una montaña, se enfría. El enfriamiento reduce la capacidad del aire para retener humedad, y ésta se condensa en forma de lluvia o nieve sobre la ladera de la montaña que da hacia el viento (la más próxima). El aire frío y seco se calienta de nuevo al bajar por la otra ladera de la montaña y absorbe agua de la tierra, con lo cual crea una zona seca local conocida como **sombra orográfica**. Por ejemplo, las cordilleras del oeste de Estados Unidos, como la Sierra Nevada, exprimen la humedad de los vientos del oeste que llegan del Océano Pacífico y crean desiertos en la sombra orográfica de sus laderas orientales (FIGURA 28-5).

El Niño interrumpe periódicamente las interacciones entre el océano y la atmósfera

La zona tropical occidental del Océano Pacífico generalmente alberga una enorme reserva de agua cálida que es empujada hacia el oeste por los vientos alisios del noreste (véase la figura 28-2a). La evaporación del agua de esta masa cálida se precipita en forma de lluvia sobre los países a orillas del Pacífico occidental, como Indonesia y Australia. Para remplazar el agua que se desplaza hacia el oeste, agua más fría de las profundidades oceánicas, rica en nutrimentos, sube a lo largo de la costa occidental de Sudamérica, llevando a Perú una rica provisión de peces. Pero por razones desconocidas, a intervalos de entre 3 y 7 años, los vientos alisios se extinguen y el fenómeno conocido como **El Niño** se presenta. Llamado así por los pescadores peruanos en referencia al niño Jesús, El Niño trae consigo lluvias a Perú durante el mes de diciembre, normalmente árido, y los vientos alisios en extinción permiten que el agua cálida se disperse de regreso hacia el este a través del Pacífico hasta llegar a la costa occidental de Sudamérica. Mientras tanto, la sequía azota a Indonesia, el este de Australia y el sur de África. El Niño alteró con inmensa fuerza el es-



FIGURA 28-5 Las montañas forman sombras orográficas

tado del tiempo en todo el mundo durante 1997 y 1998, provocando desastrosas inundaciones tanto en Perú como en el este de África, y sequías e incendios en Indonesia. En Estados Unidos, Texas se vio en medio de un calor fulminante y sequía, mientras que Florida sufrió inundaciones. Conforme los regímenes del estado del tiempo regresan a la normalidad después del paso de El Niño, la interacción entre el océano y la atmósfera podría ir más allá invirtiendo el régimen y provocando el fenómeno de **La Niña**. Los investigadores están trabajando para crear modelos de computadora que les permitan predecir estos eventos y sus efectos en el mundo mucho antes de que ocurran, una tarea bastante complicada. Mientras tanto, los científicos analizan las repercusiones del calentamiento global; algunos pronostican que en el futuro el fenómeno de El Niño se presentará con mayor frecuencia y severidad.

28.2 ¿QUÉ CONDICIONES SON NECESARIAS PARA LA VIDA?

Desde los líquenes que crecen en la roca desnuda hasta las algas termófilas ("que aman el calor", en griego) de los manantiales calientes del Parque Nacional Yellowstone y las bacterias que proliferan en condiciones similares a las de una olla de presión en las chimeneas hidrotermales de las profundidades marinas, la Tierra hierve de vida. Detrás de esta gran diversidad de hábitat está la capacidad común de proveer, en diversos grados, los cuatro recursos fundamentales que la vida exige y que son los siguientes:

- Nutrimentos para formar tejidos vivos
- Energía para impulsar las actividades metabólicas
- Agua líquida como medio para las reacciones metabólicas
- Temperaturas idóneas para la realización de estos procesos

Como veremos en las secciones siguientes, la distribución de estos recursos es muy desigual en la superficie terrestre. Su disponibilidad limita los tipos de organismos que pueden existir dentro de los diversos ecosistemas terrestres y acuáticos del planeta.

Los ecosistemas son extraordinariamente variados; sin embargo, existen modalidades bien definidas. La comunidad característica de cada ecosistema está dominada por organismos adaptados especialmente a condiciones ambientales particulares. Las variaciones en la temperatura y disponibilidad de luz, agua y nutrimentos moldean las adaptaciones de los organismos que habitan un ecosistema. La comunidad del desierto, por ejemplo, está dominada por plantas adaptadas al calor y la sequía. Los cactus del desierto de Mojave del suroeste de Estados Unidos son notablemente similares a las euforbiáceas de los desiertos de África y de las islas Canarias, aunque estas plantas sólo poseen un parentesco genético distante. Sus hojas con apariencia de espinas y sus tallos gruesos que almacenan agua son adaptaciones para climas secos (FIGURA 28-6). De modo análogo, las plantas de la tundra ártica y las de la tundra alpina en lo alto de las montañas presentan modalidades de crecimiento que reconocemos, sin lugar a dudas, como adaptaciones a un clima frío, seco y ventoso.

28.3 ¿CÓMO SE DISTRIBUYE LA VIDA EN EL MEDIO TERRESTRE?

La distribución de los organismos terrestres está limitada en buena parte por la disponibilidad de agua y por la temperatura. Los ecosistemas terrestres reciben luz en abundancia,





FIGURA 28-6 Las exigencias ambientales moldean las características físicas
La evolución, en respuesta a ambientes similares, ha moldeado el cuerpo de ***a)*** las cactáceas americanas y ***b)*** las euforbiáceas de las islas Canarias hasta impartirles formas casi idénticas, aunque pertenecen a familias diferentes. **PREGUNTA: Describe las presiones de selección similares que operan en estas dos diferentes familias de plantas.**

GUARDIÁN DE LA TIERRA El agujero de ozono, una abertura en nuestro escudo protector



Una pequeña fracción de la energía radiante que el Sol produce, llamada radiación *ultravioleta* (UV), tiene un nivel tan alto de energía que daña las moléculas biológicas. En pequeñas cantidades, la radiación UV ayuda a que la piel humana produzca vitamina D e induce el bronceado en las personas de piel clara. Sin embargo, en dosis mayores, la radiación UV causa quemaduras y envejecimiento prematuro de la piel, cáncer cutáneo y cataratas, un padecimiento en el que el cristalino del ojo se enturbia.

Por fortuna, el ozono de la estratosfera, una capa de la atmósfera que se extiende de los 10 a los 50 kilómetros por encima de la Tierra, elimina por filtración la mayor parte de la radiación UV. En estado puro, el *ozono* (O_3) es un gas explosivo y sumamente tóxico. En la estratosfera la concentración normal de ozono es de alrededor de 0.1 partes por millón (ppm), en comparación con 0.02 ppm en la parte baja de la atmósfera. Esta capa rica en ozono se conoce como la **capa de ozono**. La luz ultravioleta que incide en el ozono y el oxígeno provoca reacciones que descomponen y también regeneran el ozono. Al mismo tiempo, la radiación UV se transforma en calor y el nivel general de ozono permanece razonablemente constante; al menos así sucedía hasta antes de que los seres humanos interviniéramos.

En 1985 unos científicos británicos que estudiaban la atmósfera publicaron un descubrimiento sorprendente. Los niveles primaverales del ozono de la estratosfera sobre la Antártida habían descendido en más del 40 por ciento desde 1977. En el *agujero de ozono* sobre la Antártida, el ozono llega ahora a un tercio de los niveles que tenía antes que se iniciara el agotamiento (**FIGURA E28-1**). Aunque la gravedad del agotamiento de la capa de ozono es máxima sobre la Antártida, la capa de ozono se ha reducido en alguna medida sobre la mayor parte del mundo, incluso sobre prácticamente la totalidad de la zona continental de Estados Unidos. Los datos registrados por satélites indican que, desde principios de la década de 1970, la radiación UV ha aumentado en casi un 7 por ciento por década en el hemisferio norte y casi un 10 por ciento por década en el hemisferio sur. Los estudios epidemiológicos indican que por cada 1 por ciento de incremento en el tiempo de exposición a la radiación UV a lo largo de la vida, el riesgo de contraer cáncer de piel también se incrementa en 1 por ciento. Pero los efectos sobre la salud humana son sólo uno de los motivos de preocupación. La fotosíntesis que realiza el fitoplancton, constituido por los organismos productores en los ecosistemas marinos, se reduce bajo el agujero de ozono sobre la Antártida. Algunos tipos de árboles y cultivos agrícolas también resultan dañados por el incremento en la radiación UV.

La disminución del espesor de la capa de ozono se debe a los crecientes niveles de clorofluorocarbonos (CFC). Desarrollados en 1928, estos gases se usaban con frecuencia como fluidos de enfriamiento en refrigeradores y acondicionadores de aire, como propelentes en los rociadores de aerosol, en la producción de espuma plástica y como limpiadores de piezas electrónicas. Estos productos químicos son muy estables y se consideraba que no eran peligrosos. Su estabilidad, sin embargo, resultó ser un problema muy grave, pues permanecen sin sufrir cambios químicos conforme suben poco a poco hasta la estratosfera. Una vez ahí, y por el intenso bombardeo de luz UV, los CFC se degradan y liberan átomos de cloro. El cloro cataliza la descomposición del ozono en oxígeno gaseoso (O_2) sin sufrir cambios él mismo. Las nubes sobre las regiones ártica y antártica se componen de partículas de hielo que conforman una superficie donde la reacción se lleva a cabo.

Por fortuna, hemos dado los primeros pasos encaminados a "tapar" el agujero de ozono. En una serie de tratados de cooperación que se iniciaron en 1987, los países industrializados acordaron descontinuar de forma gradual, aunque rápidamente, el uso de los productos químicos que agotan el ozono, con miras a eliminar los CFC por completo para 1996. Los niveles globales de cloro atmosférico en el nivel del suelo (un indicador del uso de CFC) alcanzaron un máximo en 1994, y para 1999 los científicos detectaron reducciones de cloro también en la estratosfera. En 2005 la Asociación Nacional Oceánica y Atmosférica de Estados Unidos reportó que las concentraciones de ozono se habían estabilizado entre 1996 y 2002. Pero como estos compuestos persisten entre 50 y 100 años y tardan una década o más en ascender a la estratosfera, la emisión actual de CFC por parte de los países en desarrollo —aunada a los millones de toneladas que ya han sido liberadas en los países industrializados— significa que una recuperación significativa podría tardar 40 años. En un espíritu de continua cooperación, los países desarrollados se comprometieron recientemente a ayudar a los países en desarrollo a diseñar alternativas a los CFC. Por su parte, China se comprometió a dejar de producir CFC en 2007.

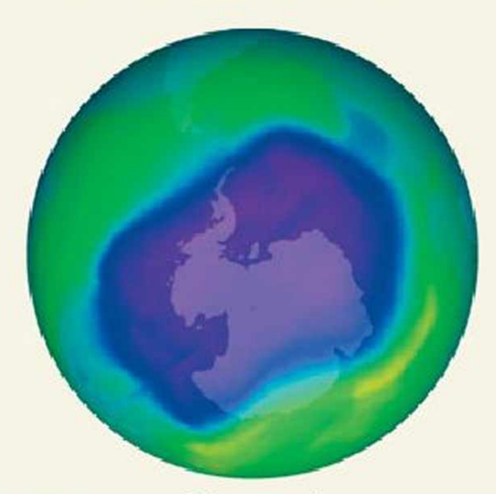


FIGURA E28-1 Imagen del agujero de ozono antártico obtenida desde un satélite
En esta imagen obtenida por un satélite de la NASA se observa el agujero de ozono en septiembre de 2006, resaltado en azul y púrpura. Con una dimensión de 29.5 millones de kilómetros cuadrados, rebasó ya el anterior récord, establecido en 2000. (*Imagen cortesía de la NASA*).

incluso en los días nublados, y el suelo aporta nutrimentos en gran cantidad. El agua, sin embargo, es limitada y se encuentra distribuida de modo muy desigual, tanto en términos de lugar como de tiempo. Los organismos terrestres deben estar adaptados para obtener agua cuando se halla disponible y para conservarla cuando escasea.

Al igual que sucede con el agua, las temperaturas favorables para la vida tienen una distribución muy desigual en

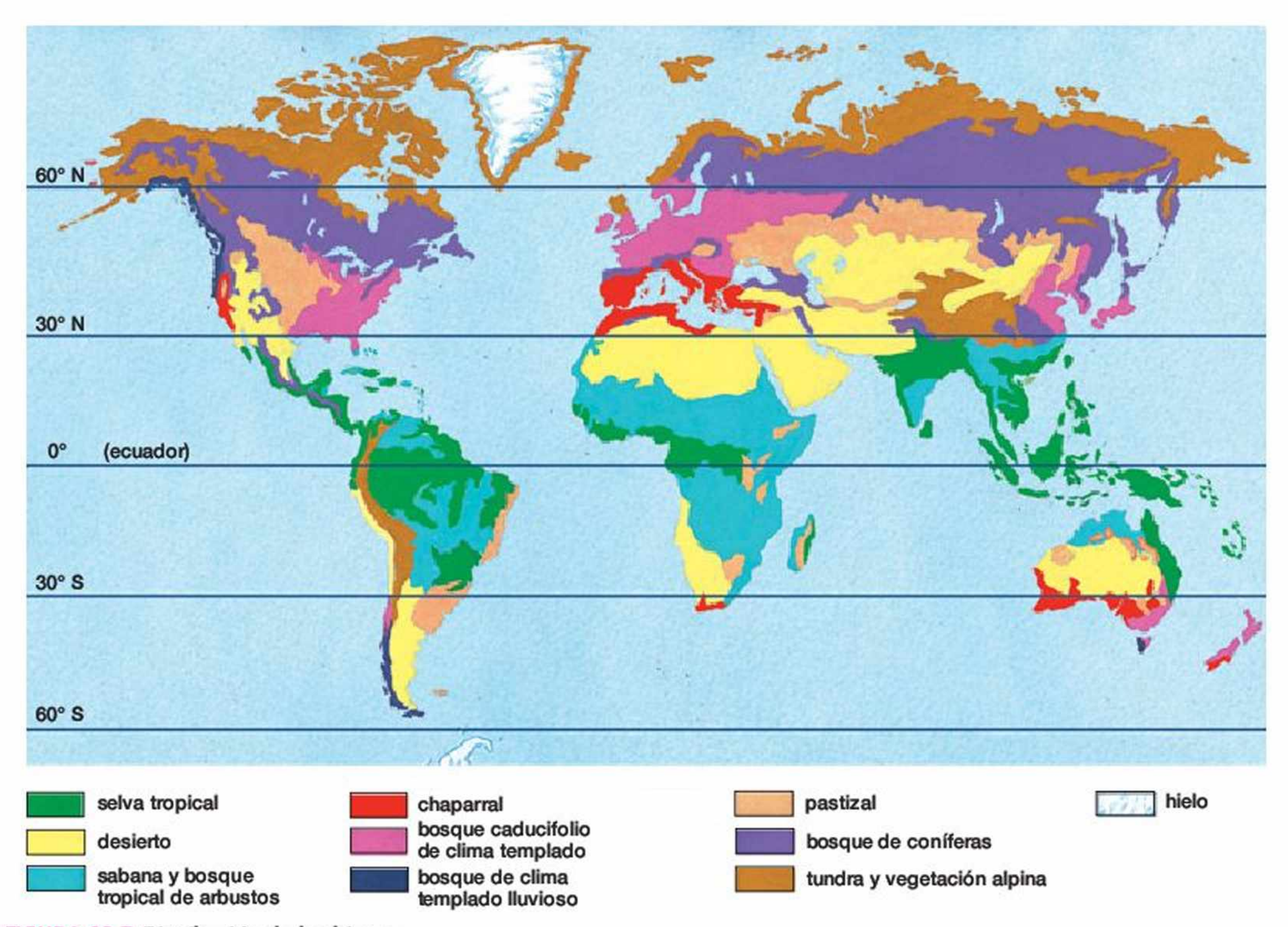


FIGURA 28-7 Distribución de los biomas
Aunque las cordilleras y el tamaño mismo de los continentes complican la distribución de los biomas, se advierten coincidencias de carácter general. Las tundras y los bosques de coníferas están en las partes más septentrionales del hemisferio norte, en tanto que los desiertos de México, del Sahara, de Arabia Saudita, de Sudáfrica y de Australia están situados aproximadamente entre los 20 y los 30° N y S.

cuanto a lugar y tiempo. En el Polo Sur, incluso en verano, la temperatura promedio está muy por debajo del punto de congelación; como es de esperar, la vida escasea en esa región. Lugares como la región central de Alaska tienen temperaturas favorables para el crecimiento de vegetación sólo durante el verano; en cambio, el trópico tiene un clima uniformemente caluroso y húmedo, por lo que la vida abunda en él.

Los biomas terrestres sostienen comunidades vegetales características

Las comunidades terrestres están dominadas y definidas por su vida vegetal. Puesto que las plantas no pueden escapar de la sequía, de los efectos de la luz solar o del clima invernal, tienden a estar adaptadas con precisión al clima de una región específica. Las grandes extensiones de tierra con condiciones ambientales similares y comunidades vegetales características reciben el nombre de **biomas** (FIGURA 28-7). En general, el nombre de cada bioma corresponde al tipo principal de vegetación que se encuentra en él. La vegetación predominante de cada bioma está determinada por la compleja interacción de la precipitación pluvial y la temperatura (FIGURA 28-8). Estos factores determinan la disponibilidad de humedad en el suelo, necesaria para las actividades metabólicas de las plantas y también para compensar las pérdidas de agua por evaporación a través de sus hojas. Además de la precipitación pluvial total y la temperatura, la forma como varían estos factores en función de las estaciones determina qué plantas pueden crecer en una región. Las plantas de la tundra ártica, por ejemplo, deben estar adaptadas a las condiciones pantanosas de principios del verano, pero también a las condiciones frías y extremadamente secas de buena parte del resto del año, cuando el agua se encuentra congelada y no está disponible. En los siguientes apartados analizaremos los principales biomas, comenzando en el ecuador y avanzando hacia los polos. También comentaremos algunos de los efectos de las actividades humanas en estos biomas. Aprenderás más acerca de las repercusiones de las actividades de los seres humanos sobre el planeta en el capítulo 29.

Selvas tropicales

Cerca del ecuador, la temperatura promedia entre 25 y 30°C, con pocas variaciones, y la precipitación pluvial fluctúa entre 2500 y 4000 mm anuales. Estas condiciones de calor y humedad uniformes se combinan para crear el bioma más variado de la Tierra, la **selva tropical**, dominada por enormes árboles de hojas anchas y perennes (FIGURA 28-9). Extensas selvas tropicales se encuentran en Centro y Sudamérica, África y el sureste de Asia.

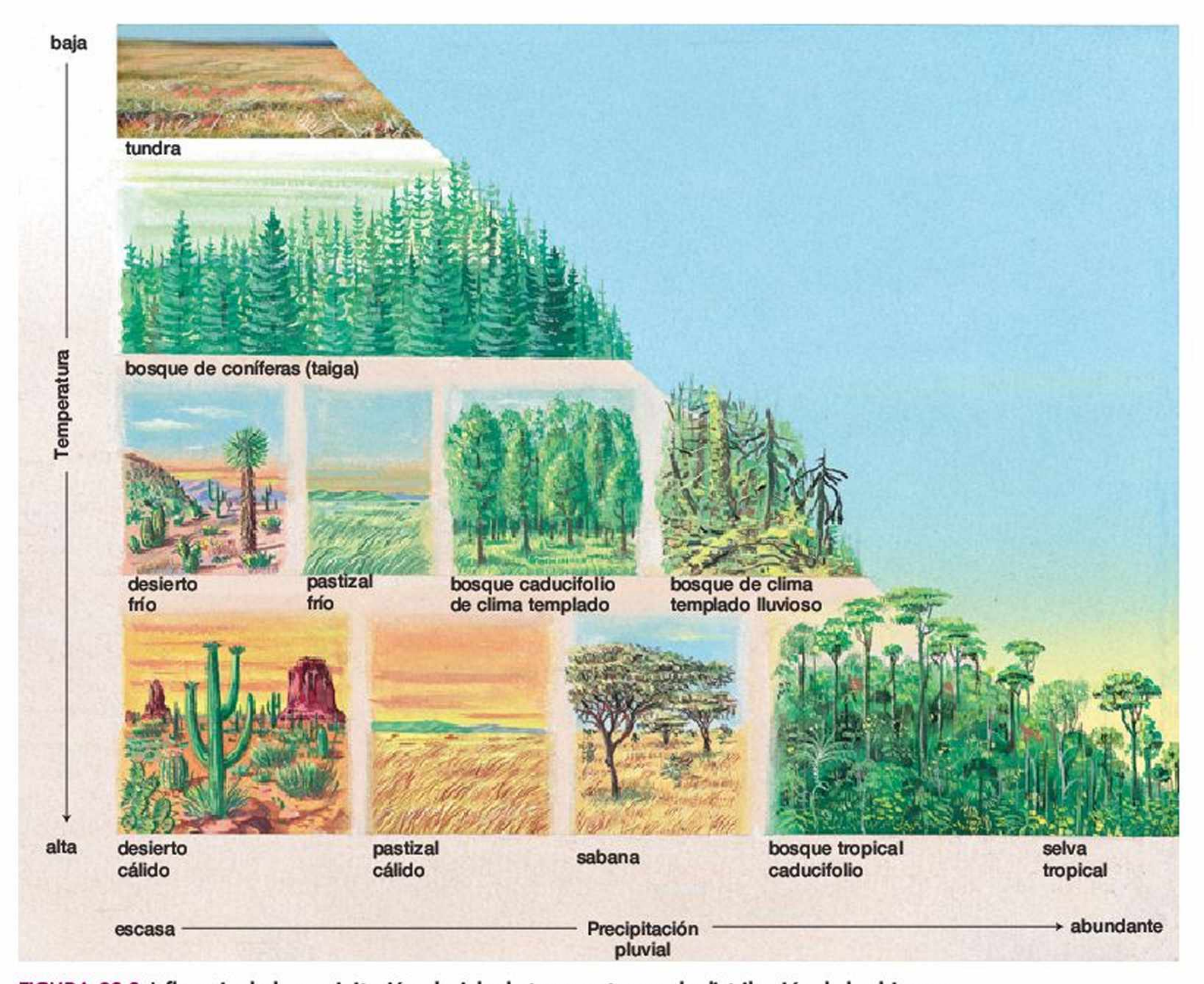


FIGURA 28-8 Influencia de la precipitación pluvial y la temperatura en la distribución de los biomas
En conjunto, estos dos factores determinan la disponibilidad de humedad del suelo, necesaria para el crecimiento de las plantas.

El término **biodiversidad** se refiere al número total de especies que hay en un ecosistema y a la complejidad resultante de las interacciones entre ellas; en pocas palabras, define la "riqueza" biológica de un ecosistema. Las selvas tropicales presentan la mayor diversidad de todos los ecosistemas de la Tierra. Aunque las selvas tropicales cubren sólo el 6 por ciento del área terrestre total del planeta, los ecólogos estiman que en ellas habitan entre 5 y 8 millones de especies, que representan entre la mitad y las dos terceras partes del total mundial. Por ejemplo, en un estudio reciente de un predio de una hectárea de la cuenca alta del Amazonas se encontró que había 283 especies de árboles, en su mayoría representadas por un solo individuo. En una extensión de 7.7 kilómetros cuadrados de selva tropical de Perú, los científicos contaron más de 1300 especies de mariposas y 600 especies de aves. En comparación, Estados Unidos en su totalidad es el hogar de sólo 400 especies de mariposas y 700 especies de aves.

Las selvas tropicales tienen por lo regular varias capas de vegetación. Los árboles más altos alcanzan los 50 metros y descuellan por encima del resto de la selva. Más abajo, hay un pabellón de copas de árboles aproximadamente de 30 a 40 metros. Es característica la presencia de otra capa de árboles más cortos por debajo del pabellón. Enormes enredaderas leñosas, comúnmente de 100 metros o más de largo, trepan por los árboles hasta alcanzar la luz solar de las alturas. Estas capas de vegetación captan la mayor parte de la luz solar. Muchas de las plantas que viven en la tenue luz verde que se filtra hasta el suelo de la selva tienen hojas enormes para captar la escasa energía disponible.

Puesto que el material vegetal comestible cerca del suelo de las selvas tropicales es relativamente escaso, gran parte de la vida animal, que incluye numerosas aves, monos e insectos, es arbórea, es decir, vive en los árboles. La competencia por los nutrimentos que llegan efectivamente al suelo es muy intensa tanto entre los animales como entre las plantas. Incluso fuentes de alimento tan insólitas como los excrementos de los monos tienen gran demanda. Por ejemplo, los escarabajos estercoleros se alimentan de excrementos de mono y ponen sus huevecillos en ellos. Cuando los ecólogos intentaron recolectar excrementos de monos aulladores sudamericanos para averiguar qué habían comido, se encontraron compitiendo en una carrera contra los escarabajos, ¡cientos de los cuales lle-

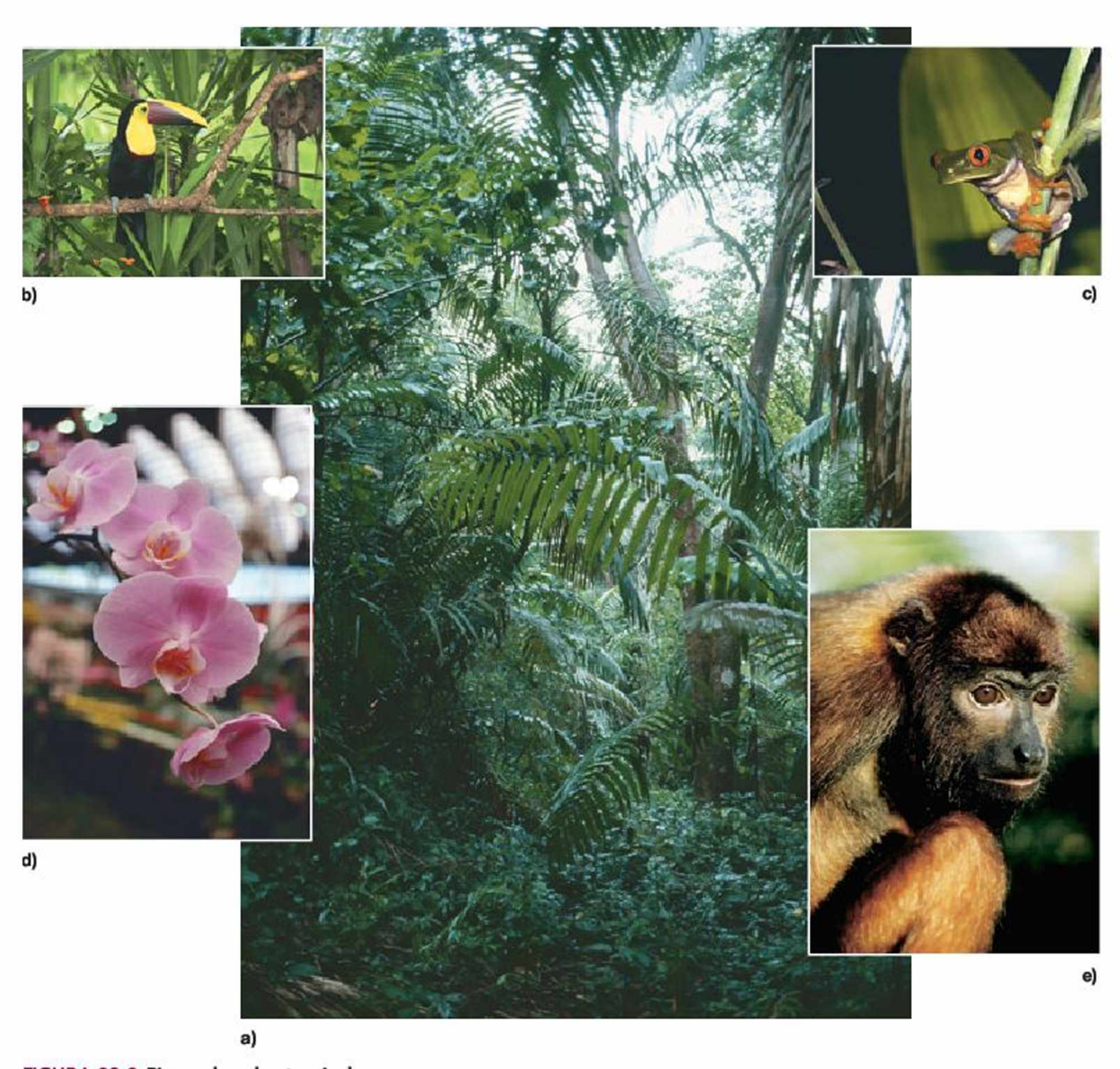


FIGURA 28-9 Bioma de selva tropical
a) Los altísimos árboles envueltos en enredaderas buscan la luz en la densa selva tropical. Entre sus ramas habita la colección más variada de animales de la Tierra, entre ellos *b)* un tucán que se alimenta de frutos, *c)* una rana foliar de ojos dorados, *d)* una orquídea trepadora de árboles y *e)* un mono aullador. PREGUNTA: ¿Cómo es posible que un bioma con un suelo tan deficiente albergue la mayor productividad vegetal y la mayor diversidad animal sobre la Tierra?

gaban en cuestión de minutos tan pronto como un trozo de excremento tocaba el suelo!

Casi en el instante en que las bacterias o los hongos liberan nutrimentos de plantas o animales muertos en el suelo, los árboles y las enredaderas de la selva tropical absorben tales nutrimentos. Prácticamente todos los nutrimentos de una selva tropical son acaparados por la vegetación, por lo que el suelo es relativamente infértil y delgado.

Efectos de las actividades humanas

A causa del suelo infértil y las abundantes lluvias, la agricultura es muy riesgosa y normalmente destructiva en las selvas tropicales. Si los árboles se talan para obtener madera, se conservan escasos nutrimentos para alimentar los cultivos. Si los nutrimentos se liberan al suelo quemando la vegetación natural, las abundantes lluvias durante todo el año rápidamente los disuelven y los arrastran, dejando el suelo estéril al cabo de unas cuantas temporadas de cultivo. El suelo expuesto, rico en hierro y aluminio, se vuelve impenetrable, parecido al ladrillo. Como resultado, la sucesión secundaria del terreno de la selva tropical desmontada es muy lenta. La regeneración de incluso un trozo pequeño de selva talado toma alrededor de 70 años. Pese a no ser idóneas para la agricultura, las selvas tropicales se talan para obtener madera, o se queman para dedicar las tierras a la cría de ganado o a la agricultura, con una rapidez alarmante (FIGURA 28-10). La demanda por combustibles biológicos (combustibles producidos por biomasa, incluidos los aceites de palmera y de soya) está propiciando la



FIGURA 28-10 El fuego devora la selva tropical del Amazonas en Brasil
El área quemada se destinará a la cría de ganado o a la agricultura; ambas actividades están condenadas al fracaso a causa de la mala calidad del suelo. Los incendios que se propagan y el humo que producen ponen en peligro a los árboles no talados y a la diversidad de habitantes de la selva.

rápida destrucción de las selvas tropicales para cultivar. Se estima que la destrucción de las selvas tropicales alcanza los 170,000 kilómetros cuadrados por año, o unos 5261 metros cuadrados por segundo. En los últimos años, tan sólo Brasil perdió unos 26,000 kilómetros cuadrados de selva anualmente. En comparación, el estado de Connecticut tiene una extensión de 13,000 kilómetros cuadrados.

La selva tropical que queda en pie suele consistir en fragmentos demasiado pequeños para permitir la reproducción de los árboles y ofrecer un hábitat adecuado a los animales más grandes. Los incendios de las áreas desmontadas también se propagan por el suelo hasta la selva adyacente, donde exterminan los árboles jóvenes y trastornan las interacciones de la comunidad. En África occidental, la quema de selvas está generando lluvia ácida, que es dañina para los árboles que aún quedan. Por añadidura, gran parte de la precipitación pluvial de la selva tropical proviene de agua que ha transpirado a través de las hojas de las plantas. A medida que grandes extensiones de selva desaparecen, la región se torna más seca, experimenta más presiones y es más susceptible a los incendios. Los investigadores estiman que un 20 por ciento del dióxido de carbono liberado en la atmósfera durante la última década provino de la tala y quema de selvas tropicales, y ha exacerbado el calentamiento global.

Ya ha desaparecido al menos el 40 por ciento de las selvas tropicales del mundo. Los efectos de estas pérdidas son incalculables, pues su biodiversidad es irremplazable. Pese a que las pérdidas desastrosas continúan, ciertas zonas han sido aisladas en calidad de reservas protegidas y se están llevando a cabo algunos esfuerzos de reforestación. Los residentes locales están participando más en los esfuerzos de conservación, como se ilustra en nuestro estudio de caso y en la sección "Enlaces con la vida: ¿Disfrutar del chocolate y salvar selvas tropicales?" En Brasil, una asociación de personas que cosechan caucho natural de la savia de los árboles está luchando por preservar grandes extensiones de tierra para la producción de caucho, así como para la cosecha de frutos y nueces. Estos esfuerzos son pasos importantes hacia el *uso sustentable*, lo que significa obtener beneficios de un ecosistema en una forma que pueda sostenerse indefinidamente.

Bosques tropicales caducifolios

Un poco más lejos del ecuador, la precipitación pluvial no es ni cercanamente constante, es decir, hay temporadas húmedas y secas bien definidas. En estas regiones, que incluyen India y algunas zonas del sudeste asiático, América del Sur y América Central, crecen **bosques tropicales caducifolios**. Durante la temporada de sequía, los árboles no consiguen extraer agua suficiente del suelo para compensar la evaporación a través de sus hojas. En consecuencia, estas plantas se han adaptado a la estación seca perdiendo sus hojas, con lo que reducen al mínimo la pérdida de agua. Si las lluvias no regresan en la época acostumbrada, los árboles retardan la formación de hojas nuevas hasta que pasa la sequía.

Sabana

A lo largo de las márgenes del bosque tropical caducifolio, los árboles aparecen cada vez más separados unos de otros y crecen pastos entre ellos. Finalmente, los pastos llegan a ser la vegetación predominante, con sólo algunos árboles dispersos y bosques de matorrales espinosos por aquí y por allá; este bioma es la **sabana** (**FIGURA 28-11**). Por lo general, los pastizales de la sabana tienen una temporada de lluvias durante la cual cae prácticamente toda la precipitación del año: 300 mm o menos. Cuando la temporada seca hace su arribo, lo hace con gran ímpetu. Es posible que no llueva durante varios meses, por lo que el suelo se torna duro, seco y polvoriento. Los pastos están bien adaptados a este tipo de clima, pues crecen con gran rapidez durante la temporada de lluvias y luego mueren, para quedar sólo las raíces resistentes a la sequía durante la época de aridez. Sólo algunos árboles especializados, como la espinosa acacia o el baobab, que almacena agua, sobreviven en las devastadoras temporadas de sequía de la sabana. En las regiones donde la temporada de sequía es aún más pronunciada, prácticamente no crecen árboles y la sabana se transforma de manera gradual e imperceptible en pradera tropical.

ENLACES CON LA VIDA ¿Disfrutar del chocolate y salvar selvas tropicales?

Los árboles de cacao, los granos que se utilizan para producir el chocolate, son nativos de las selvas tropicales de Centro y Sudamérica, pero ante la enorme demanda mundial de chocolate (tan sólo en Estados Unidos se consumen unos 1400 millones de kilogramos cada año), los árboles de cacao ahora se cultivan en países ecuatoriales por todo el mundo. En un intento por incrementar la producción, se han arrasado vastas extensiones de selvas tropicales para dar paso a las plantaciones de cacao. Las selvas tropicales desmontadas pierden rápidamente su fertilidad hasta que terminan por ser sólo pastizales. Ante la falta del ambiente diverso en el que crecen los árboles de cacao, los índices de polinización son bajos y aproximadamente un tercio de la cosecha de cacao se pierde cada año por las plagas. Al rociar las plantaciones con herbicidas, fungicidas y pesticidas se reduce la biodiversidad y se crean derramamientos de sustancias tóxicas.

En el año 2000 un grupo de compañías chocolateras, al reconocer la necesidad de proteger tanto los árboles de cacao como el hábitat de las selvas tropicales, establecieron la Fundación Mundial del Cacao (World Cocoa Foundation, WCF), cuya misión incluye producir "cacao de alta calidad en una forma sustentable y amigable con el ambiente". Esto incluye utilizar controles naturales de las plagas, siempre que sea posible. Varios países sudamericanos reconocen el valor de cultivar cacao en las condiciones en las que acostumbra crecer: bajo una bóveda de densa selva tropical. Este ambiente provee un hábitat extraordinario para una variedad de especies de la selva tropical. Por ejemplo, investigadores brasileños esperan que el tití león o tamarín de cabeza dorada, un primate recientemente descubierto y en grave peligro de extinción, pueda salvarse si su hábitat se extiende en la selva tropical de Brasil, que también sirve como terreno de cultivo para el cacao. La selva tropical cerca del Atlántico en Brasil se ha reducido a menos del 8 por ciento de su tamaño original, pero algunos funcionarios esperan que, gracias al cuidadoso cultivo del cacao, considerables porciones de la selva tropical se recuperen. Gracias a la Fundación Mundial del Cacao, ahora nos podemos sentir mejor al satisfacer nuestro gusto por el chocolate.



FIGURA 28-11 La sabana africana
a) Elefantes recorren la sabana bajo un arco iris. *b)* Un picabuey de pico rojo mira hacia arriba a un rinoceronte blanco dormido. Los picabueyes se alimentan de los parásitos que viven en la piel de los rinocerontes. *c)* Todavía es posible ver grandes manadas de animales que pastan, como las cebras, en las reservas africanas. Las manadas de herbívoros proveen alimento a la más extensa colección de grandes carnívoros de la Tierra. *d)* Los guepardos se dan un festín con su presa (tanto los guepardos como los rinocerontes están en peligro de extinción).



FIGURA 28-12 La caza furtiva es una amenaza para la fauna africana
Los cuernos de rinoceronte que, según creen algunos, tienen propiedades afrodisíacas, alcanzan precios exorbitantes y fomentan la caza furtiva. El rinoceronte negro ya está prácticamente extinguido.

La sabana africana contiene probablemente la colección más variada e impresionante de grandes mamíferos de todo el planeta. Entre estos mamíferos hay numerosos herbívoros, como el antílope, el ñu, el búfalo de agua, el elefante y la jirafa, además de carnívoros como el león, el leopardo, la hiena y el perro salvaje.

Efectos de las actividades humanas
La población humana de África, en rápida expansión, constituye una amenaza para la flora y fauna de la sabana. La cacería furtiva ha llevado al rinoceronte negro al borde de la extinción (FIGURA 28-12) y pone en peligro al elefante africano, una especie clave en ese ecosistema. Los abundantes pastos que hacen de la sabana un hábitat idóneo para tantos animales salvajes también la hacen adecuada para el pastoreo de ganado doméstico. Cada vez en mayor medida, las cercas constituyen un obstáculo para la migración de grandes manadas de herbívoros en busca de alimento y agua. Los ecólogos han descubierto que los herbívoros autóctonos son mucho más eficientes que el ganado para transformar el pasto en carne. Quizás en el futuro la sabana africana brinde sustento a manadas de antílopes y a otros animales nativos grandes que se alimentan de pasto, los cuales serán domesticados en vez de criar ganado.

Desiertos

Incluso los pastos resistentes a la sequía necesitan al menos de 250 a 500 mm de lluvia al año, de acuerdo con su distribución estacional y la temperatura media. Cuando caen menos de 250 mm de lluvia, se crean biomas de **desierto**. Aunque tendemos a pensar que los desiertos son calientes, en realidad se definen en función de la falta de lluvia, no de sus temperaturas. En el desierto de Gobi de Asia, por ejemplo, las temperaturas promedio están por debajo del punto de congelación durante la mitad del año, en tanto que el promedio de las temperaturas veraniegas fluctúa entre 41 y 43°C. Hay biomas de desierto en todos los continentes, por lo regular entre los 20 y los 30° de latitud norte y sur, y también en la sombra orográfica de las principales cordilleras.

Al igual que todos los biomas, los desiertos comprenden diversos ambientes. En un extremo se encuentran ciertas regiones del desierto del Sahara y del desierto de Atacama en Chile, donde prácticamente nunca llueve y no crece vegetación (FIGURA 28-13a). Es más común que los desiertos se caractericen por una vegetación muy espaciada y grandes áreas de suelo desnudo (FIGURA 28-13b). En muchos casos, las plantas perennes son arbustos o cactáceas con sistemas de raíces grandes pero poco profundas. Las raíces superficiales absorben rápidamente la humedad del suelo después de las tormentas poco frecuentes del desierto. El resto de la planta está cubierto, por lo regular, de una capa cérea e impermeable que impide la evaporación del agua tan preciada. El agua se almacena en los gruesos tallos de las cactáceas y otras plantas suculentas. Las espinas de las cactáceas son hojas modificadas con fines de protección y conservación de agua que prácticamente no presentan superficie de evaporación. En muchos desiertos toda la lluvia cae durante unas cuantas tormentas, y las flores silvestres anuales especializadas aprovechan el breve periodo de humedad para germinar, crecer, florecer y producir semillas a toda prisa, en cuestión de un mes o menos (FIGURA 28-14).


a)


b)


c)

FIGURA 28-13 Bioma de desierto
a) En las condiciones más extremas de calor y sequía, los desiertos están casi desprovistos de vida, como estas dunas de arena del desierto del Sahara, en África. ***b)*** En gran parte de los estados de Utah y Nevada, el desierto de la Gran Cuenca presenta un paisaje monótono de arbustos, como la artemisa y las quenopodiáceas, muy espaciados entre sí. Estos arbustos suelen secretar un inhibidor del crecimiento a través de sus raíces, lo que impide la germinación de plantas cerca de ellos y, por consiguiente, reduce la competencia por el agua. ***c)*** La rata canguro es un esquivo habitante de los desiertos de América del Norte.

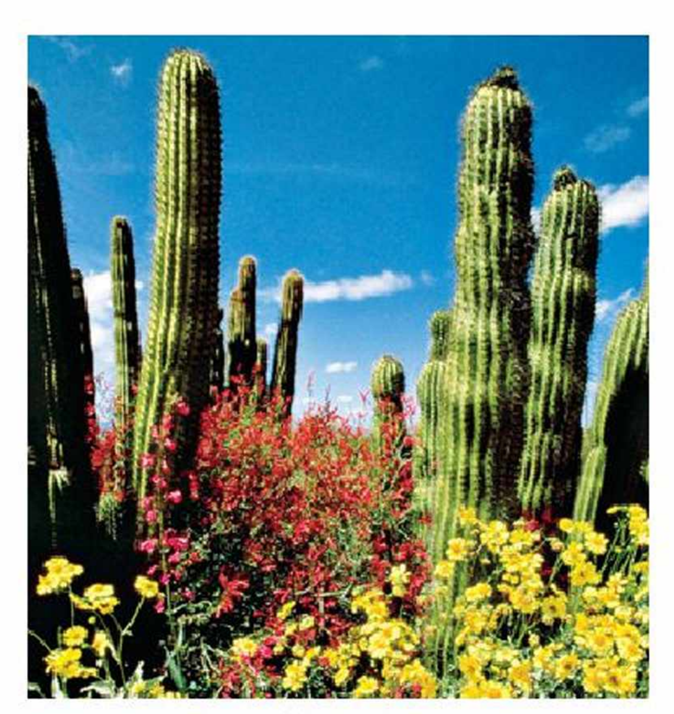


FIGURA 28-14 Desierto de Sonora
Después de una primavera relativamente húmeda, este desierto se cubre de una alfombra de flores silvestres. Durante gran parte del año —en ocasiones durante varios años— las semillas de las flores silvestres permanecen aletargadas, en espera de las lluvias primaverales. **PREGUNTA: ¿Cómo "determinan" las semillas de las plantas del desierto si la cantidad de lluvia es adecuada para la germinación?**

Los animales de los desiertos, al igual que las plantas, están especialmente adaptados para sobrevivir en condiciones de calor y sequía. Son pocos los animales que pueden verse en los desiertos durante los calurosos días de verano. Muchos de ellos, incluidos el búho excavador, la rata canguro, el sapo del desierto, la tortuga del desierto y el crótalo cornudo, se refugian del calor en madrigueras subterráneas que se mantienen relativamente frescas y húmedas. La liebre del desierto se refugia bajo la sombra de rocas y arbustos; sus enormes orejas y largas patas son adaptaciones que irradian calor. Los reptiles como las serpientes del desierto, tortugas y lagartos ajustan su actividad de acuerdo con la temperatura. En el verano están más activos sólo a la hora del amanecer y del ocaso. Entre los animales que toman ventaja de las temperaturas frescas de la noche se incluyen las liebres, los murciélagos, los búhos excavadores y las ratas canguro (véase la figura 28-13c). Muchos de los animales del desierto más pequeños sobreviven sin beber agua jamás; toda la que necesitan la obtienen de su alimento y de la que se produce durante la respiración celular en sus tejidos. Los animales más grandes, como el carnero cuernilargo del desierto, dependen de abrevaderos permanentes durante las épocas más secas del año.

Efectos de las actividades humanas

Los ecosistemas desérticos son frágiles. Los ecólogos que estudian el suelo del desierto de Mojave, en el sur de California, encontraron recientemente huellas de rodamiento impresas por tanques en 1940, cuando el general Patton entrenaba tripulaciones de tanques como preparativo para entrar en la Segunda Guerra Mundial. El suelo de este desierto se encuentra estabilizado y enriquecido por cianobacterias microscópicas cuyos filamentos se entrelazan en medio de los granos de arena. Los tanques, y ahora los numerosos vehículos todoterreno que corren por el desierto con fines recreativos, destruyen esta importantísima red. Esto provoca que el suelo se erosione y reduce la cantidad de nutrimentos disponibles para las plantas de crecimiento lento del desierto. Los ecólogos estiman que el suelo del desierto tardará cientos de años en recuperarse totalmente del uso de vehículos pesados.



FIGURA 28-15 Desertificación
La población humana que rebasa la capacidad de carga reduce la capacidad de muchas regiones áridas (secas), como la región de Sahel en África, para sostener la vida; este proceso se llama desertificación.

Las actividades humanas están contribuyendo a la desertificación, el proceso por el que regiones relativamente secas y proclives a sufrir sequía se convierten en desiertos como resultado de las actividades humanas. La Organización de las Naciones Unidas (ONU) estima que la desertificación afecta una tercera parte del medio terrestre de nuestro planeta. Su principal causa es el uso inapropiado del terreno, incluidos la tala inmoderada de árboles y arbustos para obtener madera, el pastoreo excesivo del ganado y el agotamiento de las aguas superficiales y subterráneas para regar cultivos. La pérdida de vegetación, que humidifica el aire y estabiliza el suelo, permite que el terreno se erosione y que las sequías se intensifiquen, lo que diminuye la productividad de la tierra. La desertificación de la tierra es una consecuencia de la población humana que excede la capacidad de carga de un frágil ecosistema. Por ejemplo, la región de Sahel —una sabana seca al sur del desierto del Sahara— se ha sobreexplotado por el pastoreo y se ha degradado por la acción de una creciente población humana (**FIGURA 28-15**). Con gran entusiasmo, el "Proyecto Edén" en Nigeria, al oeste de África, está ayudando a reducir la desertificación suministrando a los cultivadores árboles frutales perennes que crecen en condiciones áridas, estabilizan los suelos y proveen alimento. El presidente de Gambia también ha puesto en marcha programas que apoyan la reforestación de la región de Sahel.

Chaparral

En muchas regiones costeras que colindan con desiertos, como el sur de California y gran parte del Mediterráneo, encontramos un tipo singular de vegetación conocido como **chaparral**. En estas regiones la precipitación pluvial anual al-



FIGURA 28-16 Bioma de chaparral
Este bioma, caracterizado por arbustos y pequeños árboles resistentes a la sequía, se limita por las regiones costeras y se mantiene gracias a los frecuentes incendios iniciados por los relámpagos. Algunos de los arbustos en este chaparral cerca de San Francisco, California, toman un color rojo brillante durante el otoño.

canza los 750 mm, casi toda la cual cae durante los fríos y húmedos inviernos que se alternan con veranos calurosos y secos. A la proximidad del mar se deben el leve alargamiento de la temporada de lluvias invernales, así como las frecuentes nieblas durante la primavera y el otoño. El chaparral se compone de árboles pequeños y arbustos resistentes a la sequía. Sus hojas, por lo general, son pequeñas y a menudo están cubiertas de diminutas vellosidades o capas protectoras que reducen la evaporación durante los meses secos de verano. Estos resistentes arbustos también soportan los frecuentes incendios que desencadenan los relámpagos durante el verano (FIGURA 28-16).

Pastizales

En las regiones templadas de América del Norte hay desiertos en las sombras orográficas al este de las cordilleras, como la Sierra Nevada y las montañas Rocallosas. Hacia el este, a medida que la precipitación pluvial aumenta poco a poco, el terreno comienza a sostener más y más pastos, hasta formar las praderas de la región central norte de Estados Unidos. Casi todos los biomas de **pastizal** o **pradera** están situados en el centro de los continentes, como en Norteamérica y Eurasia, donde reciben de 250 a 750 mm anuales de lluvia. En general, los pastizales tienen una cubierta continua de pasto y prácticamente carecen de árboles, salvo a lo largo de los ríos. Desde las praderas de pastos altos de Iowa, Missouri e Illinois, donde la lluvia es relativamente abundante (FIGURA 28-17) hasta las praderas de pastos bajos del este de Colorado, Wyoming y Montana (FIGURA 28-18), los pastizales de Norteamérica alguna vez se extendieron a lo largo de casi la mitad del continente.

El agua y el fuego son los factores fundamentales en la competencia entre pastos y árboles. Los veranos calurosos y secos, así como las frecuentes sequías de las praderas de pastos bajos son tolerados por estos últimos, pero resultan letales para los árboles. Los bosques son los ecosistemas clímax en las praderas de pastos altos de la región más oriental, pero históricamente los árboles fueron destruidos por los frecuentes incendios, iniciados por los relámpagos o por los indígenas de América del Norte con el propósito de mantener tierras de



FIGURA 28-17 Pradera de pastos altos
En el centro de Estados Unidos, los vientos que acarrean humedad del golfo de México producen las lluvias de verano, las cuales hacen posible el crecimiento exuberante de pastos altos y abundantes flores silvestres. Los incendios periódicos, ahora cuidadosamente regulados, impiden la invasión del bosque. **PREGUNTA: ¿Por qué las praderas de pastos altos son uno de los biomas en mayor peligro de extinción en el mundo?**

pastoreo para el bisonte. Aunque el fuego destruye la parte alta de los pastos, por lo regular sus sistemas de raíces sobreviven; los árboles, en cambio, mueren sin remedio. En un tiempo los pastizales de América del Norte sostenían enormes manadas de bisontes: hasta 60 millones de ellos a principios del siglo XIX. Todavía se puede ver al antílope americano en algunas praderas del oeste de Estados Unidos; el gato montés y el coyote son los principales depredadores grandes en esa región (en la figura 27-5 se ilustra una red alimentaria de pradera). Los pastos que crecieron y se descompusieron durante miles de años produjeron el que quizá sea el suelo más fértil del mundo. Un acre (4000 metros cuadrados) de una pradera de altos pastizales naturales en Estados Unidos da sustento a entre 200 y 400 diferentes plantas nativas.

Efectos de las actividades humanas

Cuando se inventaron arados capaces de abrirse paso entre los densos pastizales, quedó listo el escenario para transformar las praderas de la zona central norte de Estados Unidos en el "granero" de Norteamérica, así llamado por las enormes cantidades de grano que se cultivan en su fértil suelo. Las praderas de pastos altos, ahora uno de los ecosistemas en mayor peligro de extinción en el mundo, se han convertido en terrenos agrícolas. Sólo subsiste el 1 por ciento, que se mantiene protegido por medio de quemas periódicas controladas.

En la seca pradera occidental de pastos bajos, el ganado ha tomado el lugar del bisonte y del antílope americano. El pastoreo excesivo destruye los pastos, que pueden verse remplazados por la leñosa artemisa (FIGURA 28-19). Varios estados de las zonas occidental y central norte de Estados Unidos, al reconocer la importancia de estos biomas para la vida silvestre, tratan de evitar la expansión de las praderas de pastos bajos y de contribuir a la recuperación de las praderas de pastos

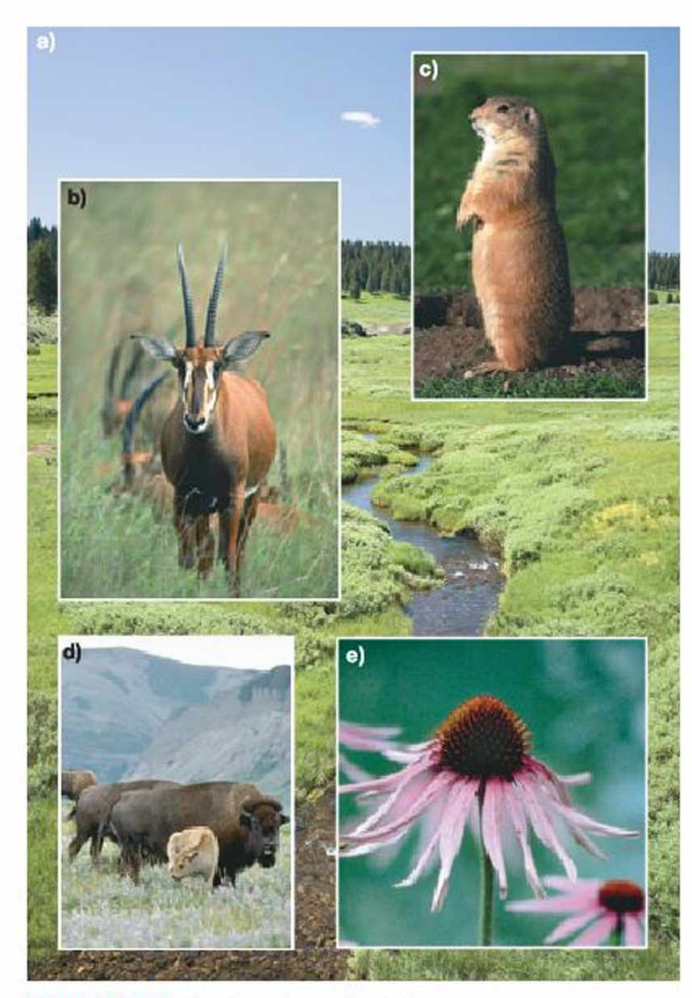


FIGURA 28-18 Pradera de pastos bajos
Las tierras situadas al este de las montañas Rocallosas reciben relativamente poca precipitación pluvial; el resultado es *a)* la pradera de pastos bajos, que se caracteriza por pastos arracimados de escaso crecimiento, como el gramillón y la grama. *b)* El antílope berrendo, *c)* los perros de la pradera y *d)* manadas de bisontes protegidas ocupan este bioma, en el que abundan *e)* las flores silvestres como esta equinácea.

altos. Los criadores de ganado reconocen cada vez más que limitar el pastoreo en tierras frágiles las mantiene productivas.

Bosques caducifolios de clima templado

En su margen oriental, los pastizales norteamericanos se fusionan para formar el bioma de **bosque caducifolio de clima templado**, también presente en Europa occidental y Asia oriental (FIGURA 28-20). Aquí la precipitación pluvial es más abundante que en los pastizales (de 750 a 1500 mm) y, en particular, llueve más durante el verano. El suelo retiene suficiente humedad para hacer posible el crecimiento de árboles y el bosque resultante aniquila con su sombra los pastos. En contraste con los bosques tropicales, el bioma de bosque caducifolio de clima templado tiene inviernos fríos, por lo regular con al menos varias heladas intensas y largos periodos de temperaturas por debajo del punto de congelación. En este bioma el invierno ejerce sobre los árboles un efecto similar al de la temporada de sequía en los bosques tropicales caducifolios: durante los periodos de temperaturas bajo cero los árboles no disponen de agua líquida. Con la finalidad de reducir la evaporación cuando el agua escasea, los árboles pierden sus hojas en el otoño y producen nuevas hojas en primavera, cuando nuevamente hay agua líquida disponible. Durante el breve lapso de la primavera en que el suelo ya se ha descongelado, pero los árboles no impiden aún por completo el paso de la luz solar, multitud de flores silvestres engalanan el suelo del bosque.



FIGURA 28-19 ¿Desierto de artemisa o pradera de pastos bajos?
En los biomas influyen las actividades humanas además de la temperatura, la precipitación pluvial y el suelo. El campo de pradera de pastos cortos de la derecha ha sido pastado en exceso por el ganado; esto ha provocado que la artemisa ocupe ahora el lugar de los pastos.

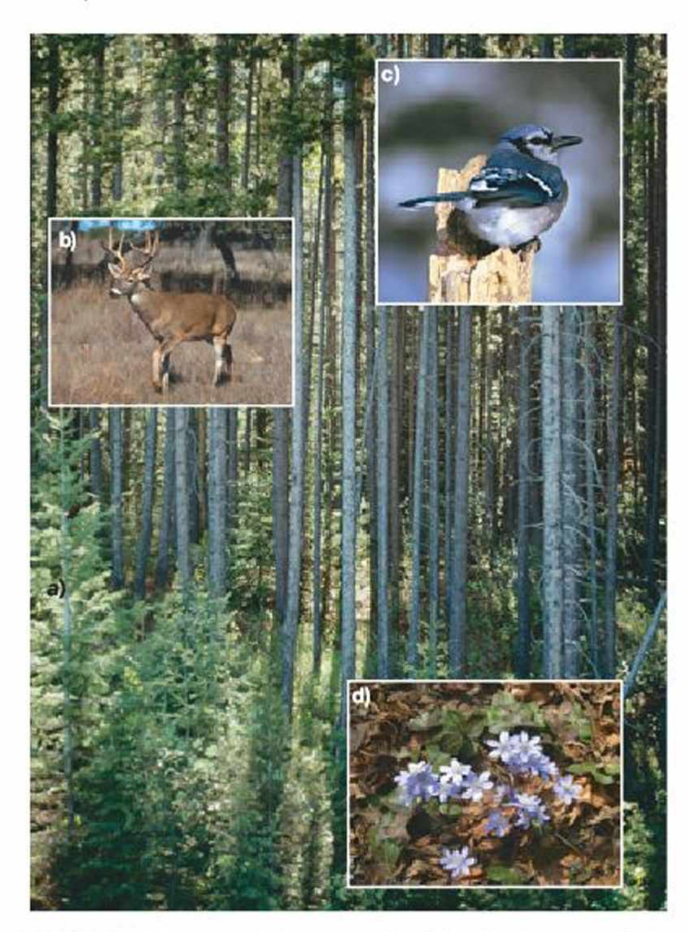


FIGURA 28-20 Bioma de bosque caducifolio de clima templado
a) En los bosques caducifolios de clima templado de la región oriental de Estados Unidos, *b)* el ciervo de cola blanca es el herbívoro más grande y *c)* abundan las aves como el grajo azul. *d)* En primavera multitud de flores silvestres de los bosques (como estas hepáticas) florecen por corto tiempo antes de que los árboles produzcan hojas.

Los insectos y otros artrópodos son numerosos y llamativos en los bosques caducifolios. Los restos de hojas en descomposición que cubren el suelo del bosque también proveen alimento y hábitat a bacterias, lombrices de tierra, hongos y plantas pequeñas. Muchos artrópodos se alimentan de estas últimas, o bien, unos de otros. Diversos vertebrados, como ratones, musarañas, ardillas, mapaches, ciervos, osos y muchas especies de aves, habitan en los bosques caducifolios.

Efectos de las actividades humanas

Los grandes mamíferos depredadores, como el oso negro, el lobo, el gato montés y el puma solían ser abundantes, pero la caza y la pérdida de hábitat han mermado en forma importante su número y eliminado a los lobos de los bosques caducifolios. En muchos de estos bosques abunda el ciervo ante la ausencia de depredadores naturales. La tala para obtener madera, la agricultura y la construcción de viviendas han reducido en forma drástica los bosques caducifolios de Estados Unidos respecto a su extensión original; en la actualidad prácticamente no existen bosques caducifolios vírgenes. Sin embargo, a lo largo de los últimos 50 años, los datos del Servicio Forestal indican que la cubierta forestal de Estados Unidos (tanto de hoja perenne como caducifolia) ha aumentado como resultado del nuevo crecimiento de bosques en fincas agrícolas abandonadas, del reciclado del papel que reduce la demanda de pulpa de madera, de técnicas más eficientes para aserrar la madera y cultivar árboles, así como del uso de otros materiales de construcción.

Bosques de clima templado lluvioso

En las costas del Pacífico de Estados Unidos, desde las tierras bajas de la península Olímpica del estado de Washington hasta el sureste de Alaska, se encuentra el bioma de **bosque de clima templado lluvioso** (FIGURA 28-21). También hay bosques de clima templado lluvioso, que son relativamente raros, a lo largo de la costa sureste de Australia y de la costa suroeste de Nueva Zelanda y Chile. Al igual que en la selva tropical, no hay escasez de agua líquida durante todo el año. Esta abundancia de agua se debe a dos factores. En primer lugar, cae una enorme cantidad de lluvia. El bosque lluvioso del río Hoh, situado en el Parque Nacional Olímpico, recibe anualmente más de 4000 mm de lluvia, de los cuales tan sólo en diciembre caen 600 mm. En segundo lugar, la influencia moderadora del Océano Pacífico impide que haya heladas importantes a lo largo de la costa, por lo que el suelo rara vez se congela y siempre hay agua líquida disponible.

La abundancia de agua implica que los árboles no necesitan deshacerse de sus hojas en el otoño, por lo que casi todos los árboles son de hojas perennes. En contraste con los árboles de hoja anchas y perennes del trópico, en los bosques de clima templado lluvioso predominan las coníferas. El suelo y, de forma característica, los troncos de los árboles están cubiertos de musgos y helechos. Tal como ocurre en las selvas tropicales, es tan poca la luz que llega al suelo del bosque, que por lo regular los árboles recién nacidos no consiguen establecerse. Sin embargo, cada vez que uno de los gigantes del bosque se viene abajo se abre un espacio de luz y rápidamente brotan nuevos árboles de las semillas, con frecuencia precisamente encima del tronco caído. Este acontecimiento crea un "tronco nodriza" (FIGURA 28-21b).

Taiga

Al norte de los pastizales y de los bosques de clima templado, la **taiga**, también conocida como **bosque septentrional de coníferas** (FIGURA 28-22), se extiende horizontalmente a lo ancho de toda América del Norte y Eurasia, incluidas partes del norte de Estados Unidos y gran parte del sur de Canadá. En la taiga las condiciones son más rigurosas que en el bosque caducifolio de clima templado: los inviernos son más largos y fríos y la temporada de crecimiento, más breve. Esto limita considerablemente la capacidad de los árboles para realizar fotosíntesis y adquirir tanto energía como nutrimentos. En consecuencia, la taiga está poblada casi en su totalidad de coníferas de hojas perennes con agujas angostas y cerosas que permanecen en los árboles durante todo el año. El recubrimiento céreo y la pequeña superficie de las agujas reducen la pérdida de agua por evaporación durante los meses fríos. Los árboles conservan su energía al no tener que regenerar todas sus hojas cada primavera, de manera que están preparados



FIGURA 28-21 Bioma de bosque de clima templado lluvioso
a) Bosque de clima templado lluvioso del río Hoh, en el Parque Nacional Olímpico. Las coníferas no impiden el paso de la luz con tanta eficacia como los árboles de hojas anchas; por esta razón, crecen helechos, musgos y flores silvestres bajo la pálida luz verdosa que llega al suelo del bosque. ***b)*** Los muertos alimentan a los vivos cuando crecen árboles nuevos a costa de la descomposición de este "tronco nodriza", y ***c)*** esta digital en floración y ***d)*** los hongos encuentran condiciones ideales en medio de la húmeda vegetación en descomposición.

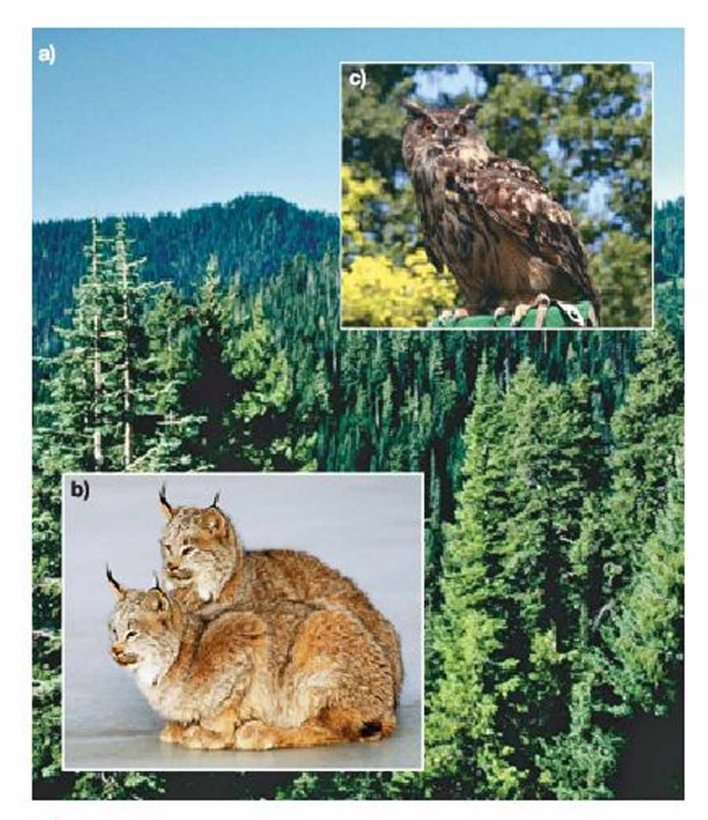


FIGURA 28-22 **Bioma de taiga (o bosque septentrional de coníferas)**
a) Las pequeñas agujas y la forma piramidal de las coníferas les permiten librarse de la nieve cuando ésta es muy abundante. Entre los depredadores de la taiga se encuentran ***b)*** el lince de Canadá y ***c)*** el gran búho cornudo.

para aprovechar de inmediato las condiciones favorables al crecimiento cuando llega la primavera. Debido al riguroso clima de la taiga, la diversidad de la vida es aquí mucho menor que en muchos otros biomas. Vastas extensiones de Alaska central, por ejemplo, están cubiertas de un bosque sombrío que consiste casi exclusivamente de picea negra y de alguno que otro abedul. Los grandes mamíferos como el bisonte de los bosques, el oso pardo americano, el alce y el lobo, todavía recorren la taiga, al igual que otros animales más pequeños como el glotón, la zorra, la liebre nival y el ciervo. Las poblaciones de lobos se encuentran en la taiga de Canadá y en los estados de Idaho, Michigan, Wisconsin, Minnesota y Montana (donde fueron introducidos al Parque Nacional Yellowstone).

Efectos de las actividades humanas
La taiga es una de las fuentes principales de madera para la construcción. El desmonte*,* es decir, la eliminación de todos los árboles de una determinada área para utilizar la madera en la fabricación de papel y la construcción, ha destruido enormes extensiones de bosque, tanto en Canadá como en la región del Pacífico noroccidental de Estados Unidos (FIGURA 28-23). Sin embargo, por lo alejado de la taiga más septentrional y la severidad de su clima, un porcentaje mayor de la taiga que de cualquier otro bioma norteamericano, a excepción de la tundra, permanece intacto.

Tundra
El último bioma que se alcanza antes de llegar al casquete polar es la **tundra** ártica, una vasta región desprovista de árboles que colinda con el Océano Ártico (FIGURA 28-24). En la tundra las condiciones son muy rigurosas. Las temperaturas invernales de la tundra ártica suelen alcanzar los –55°C o menos, los vientos soplan a una velocidad de 50 a 100 kilómetros por hora y la precipitación alcanza un promedio anual de 250 mm o menos, lo que convierte a este bioma en un "desierto helado". Incluso en verano, las temperaturas llegan a bajar al punto de congelación y la temporada de crecimiento puede durar tan sólo unas cuantas semanas. Unas condiciones algo menos frías, aunque similares, crean la tundra alpina en las cumbres de las montañas por encima de la altitud a la que los árboles crecen.



FIGURA 28-23 **Desmonte**
El desmonte, como el que se ha practicado en este bosque de Oregon, es relativamente simple y económico, pero sus costos ambientales son altos. La erosión merma la fertilidad del suelo y retarda el crecimiento de plantas nuevas. Por añadidura, los densos grupos de árboles de la misma edad, que por lo regular vuelven a crecer, son más vulnerables al ataque de parásitos que un grupo natural de árboles de diversas edades.

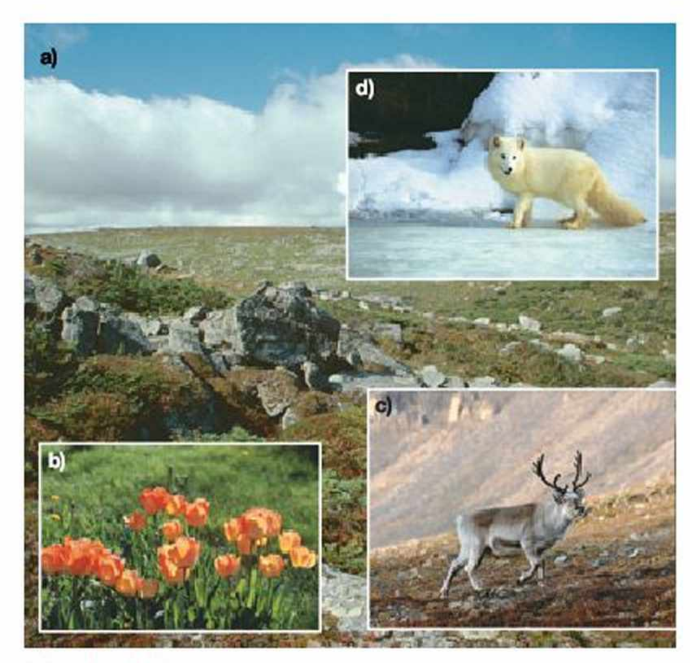


FIGURA 28-24 **Bioma de tundra**
a) La vida de la tundra está adaptada al frío. ***b)*** Plantas como los sauces enanos y las flores silvestres perennes (como este trébol enano) crecen muy próximos al suelo para escapar del gélido viento de la tundra. Los animales de la tundra, como ***c)*** el caribú y ***d)*** la zorra del Ártico, regulan el flujo de sangre en sus patas con la finalidad de mantenerlas apenas lo suficientemente calientes para evitar que se congelen, al mismo tiempo que conservan el preciado calor corporal para el cerebro y los órganos vitales.

El frío clima de la tundra ártica da lugar a lo que se conoce como **permafrost**, una capa de suelo permanentemente congelada, por lo regular situada a no más de 50 centímetros por debajo de la superficie. En consecuencia, cuando llegan los deshielos estivales el agua líquida que se produce al fundirse la nieve y el hielo no penetra en el suelo, la tundra se convierte en un enorme pantano. Los árboles no sobreviven en la tundra, en parte porque el *permafrost* limita severamente la profundidad a la que las raíces pueden penetrar.

A pesar de ello, la tundra sostiene formas de vida sorprendentemente abundantes y variadas. El suelo está tapizado de pequeñas flores perennes, sauces enanos de unos cuantos centímetros de altura y grandes líquenes conocidos como "musgo de los renos", uno de los alimentos preferidos del caribú. El agua estancada ofrece un soberbio hábitat para los mosquitos. Éstos y otros insectos sirven de alimento a numerosas aves, la mayor parte de las cuales recorren largas distancias para anidar y criar a sus pequeños durante el breve festín veraniego. La vegetación de la tundra brinda sustento a los lemming, que sirven de alimento a lobos, búhos nivales, zorras del Ártico e incluso osos pardos.

Efectos de las actividades humanas

La tundra es uno de los biomas más frágiles a causa de su breve temporada de crecimiento. Un sauce de 10 centímetros de altura puede tener un tronco de siete centímetros de diámetro y una edad de 50 años. Las actividades humanas en la tundra dejan cicatrices que persisten durante siglos. Por fortuna para los habitantes de la tundra, la influencia de la civilización se concentra en torno a las instalaciones de perforación de pozos petroleros, las tuberías, las minas y las bases militares.

La precipitación pluvial y la temperatura determinan la vegetación que un bioma es capaz de sostener

En los biomas terrestres influyen en grado considerable tanto la temperatura como la precipitación pluvial, cuyos efectos interactúan. La temperatura tiene una fuerte influencia en la eficacia con que la lluvia aporta humedad al suelo para las plantas y agua estancada para que los animales beban. Cuanto más calor hace, más aprisa se evapora el agua, tanto del suelo como de las plantas. Como resultado de esta interacción de la temperatura con la precipitación pluvial (y, en menor medida, de la distribución de las lluvias a lo largo del año), la vegetación de regiones que reciben prácticamente la misma cantidad de lluvia puede ser sorprendentemente distinta, desde la propia del desierto hasta la que caracteriza la taiga. Ahora que ya conocemos los biomas, hagamos un recorrido desde el sur de Arizona hasta el centro de Alaska para visitar los ecosistemas que reciben, cada uno, 280 mm anuales de lluvia.

El desierto de Sonora en México (véase la figura 28-14) tiene una temperatura media anual de 20°C y recibe alrededor de 280 mm de lluvia cada año. El paisaje está dominado por los cactus llamados saguaros gigantes y por arbustos de baja altura resistentes a la sequía. Un recorrido de 1500 kilómetros hacia el norte nos lleva al este de Montana, donde la precipitación pluvial es similar, pero ahí veremos un paisaje de praderas de pastos bajos (figura 28-18), principalmente porque la temperatura promedio es mucho más baja: alrededor de 7°C. Mucho más al norte, el centro de Alaska recibe aproximadamente la misma cantidad anual de precipitación pluvial, pero está cubierta de bosque de taiga (véase la figura 28-22). Como consecuencia de la baja temperatura promedio anual (de alrededor de 25°F o − 4°C), hay *permafrost* debajo de gran parte del suelo. Durante el deshielo de verano la taiga hace honor a su nombre en ruso, "bosque de pantanos", pese a que su nivel de precipitación pluvial es casi la misma que la del desierto de Sonora.

28.4 ¿CÓMO SE DISTRIBUYE LA VIDA EN EL MEDIO ACUÁTICO?

Los ecosistemas de agua dulce incluyen lagos, corrientes y ríos

Aunque los ecosistemas acuáticos son tan diversos como los terrestres, comparten tres características generales. En primer lugar, como el agua se calienta y se enfría con más lentitud que el aire, las temperaturas de los sistemas acuáticos son más moderadas que las de los ecosistemas terrestres. En segundo lugar, el agua absorbe luz; aunque el agua parece ser muy transparente, a profundidades de 200 metros o más, la luz que llega es prácticamente insuficiente para llevar a cabo la fotosíntesis. Los *sedimentos* suspendidos (partículas inanimadas que son transportadas por el agua en movimiento) o los microorganismos reducen considerablemente la entrada de luz. Por último, los nutrimentos de los sistemas acuáticos tienden a concentrarse cerca de los sedimentos del fondo, de manera que donde los nutrimentos abundan, los niveles de luz son menores. De los cuatro requisitos para que haya vida, los ecosistemas acuáticos suministran agua en abundancia y temperaturas idóneas. Por consiguiente, la disponibilidad de energía y nutrimentos determina en buena parte la cantidad de vida y su distribución en los ecosistemas acuáticos.

Los lagos de agua dulce tienen regiones de vida definidas

Los lagos de agua dulce se forman cuando enormes depresiones naturales se llenan de agua proveniente de diversas fuentes que incluyen filtraciones de aguas subterráneas, corrientes o escurrimientos de lluvia o nieve derretida. Los lechos de los lagos tienen diversos orígenes. Muchos de ellos fueron excavados por los glaciares mientras recorrían el paisaje hace miles de años; otros se formaron cuando los corrimientos de tierras o de escombros depositados por ríos que fluían lentamente formaron presas conteniendo el agua detrás de ellas. Unos cuantos, como el Lago del Cráter en Oregon, ocupan los conos remanentes de volcanes extinguidos.

Aunque los lagos varían considerablemente en tamaño, profundidad y contenido de nutrimentos, los lagos tanto grandes como pequeños en climas templados comparten algunas características, incluidas zonas distintivas de vida. La distribución, la cantidad y el tipo de vida en los lagos depende en buena parte del acceso a la luz, a los nutrimentos y, en algunos casos, de un lugar donde fijarse (el fondo). Aunque los pequeños lagos, llamados *estanques*, a menudo reciben gran cantidad de luz y de nutrimentos incluso en el fondo, los lagos de mayores dimensiones presentan *zonas de vida* que corresponden a profundidades específicas (**FIGURA 28-25**).

Cerca de la ribera se localiza la **zona litoral**. En esta zona el agua es poco profunda y las plantas encuentran luz en abundancia, anclaje y nutrimentos adecuados de los sedimentos del fondo. Las comunidades de la zona litoral son las más variadas e incluyen plantas como las espadañas, los juncos y los

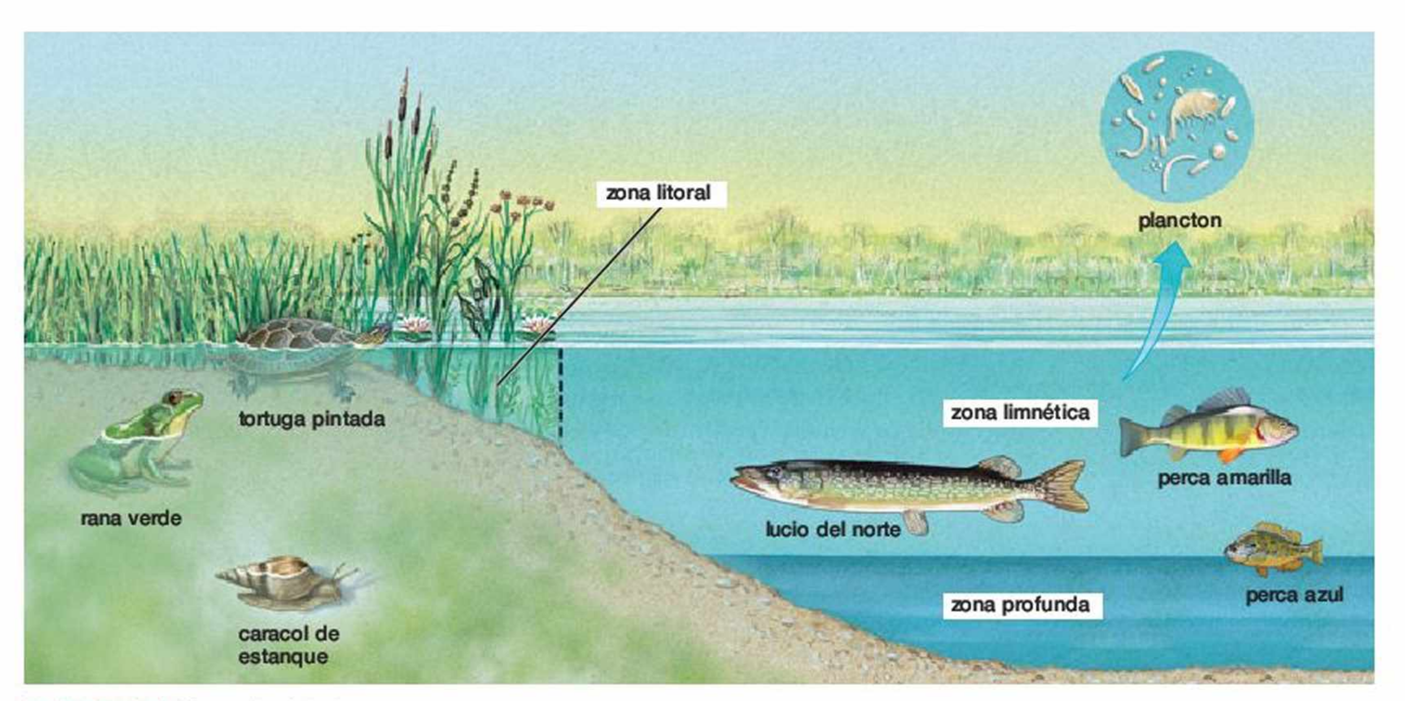


FIGURA 28-25 Zonas de vida lacustre
Un lago "típico" tiene tres zonas de vida: una zona litoral próxima a la ribera con plantas de raíz, una zona limnética de aguas abiertas y una zona profunda y oscura. Los peces nadan por todas ellas.

lirios acuáticos cerca de la ribera, así como plantas y algas totalmente sumergidas en las partes más profundas de la zona litoral. La mayor diversidad de vida animal también se encuentra en la zona litoral; entre los vertebrados se encuentran ranas, peces (como el lucio y la perca), víboras y tortugas acuáticas. Entre los animales invertebrados del litoral hay crustáceos (como cangrejos de río), larvas de insectos, caracoles y gusanos planos. Las aguas litorales también son el hogar de organismos microscópicos que, en conjunto, reciben el nombre de **plancton**. Existen dos formas de plancton: el **fitoplancton** ("plantas a la deriva", en griego), compuesto de protistas y bacterias fotosintéticos, además de algas que forman masas de filamentos microscópicos; y el **zooplancton** ("animales a la deriva", en griego), que incluye protistas no fotosintéticos y crustáceos diminutos.

A medida que la profundidad aumenta, las plantas ya no consiguen anclarse en el fondo y, al mismo tiempo, realizar la fotosíntesis. Esta zona de agua abierta se divide en dos regiones: la *zona limnética* alta y la *zona profunda* baja (véase la figura 28-25). En la **zona limnética** penetra suficiente luz para llevar a cabo la fotosíntesis; allí predominan el plancton, los peces y las plantas flotantes como la lenteja acuática. Por debajo de la zona limnética se encuentra la **zona profunda**, donde la luz es insuficiente para la fotosíntesis. Esta zona se nutre principalmente de los detritos que caen del litoral y de las zonas limnéticas, así como de los sedimentos que entran en ella. Sus habitantes principales son descomponedores y comedores de detritos, como bacterias, caracoles y larvas de insectos, además de los peces que nadan libremente entre las diversas zonas.

Los lagos de agua dulce se clasifican según su contenido de nutrimentos

En ocasiones los lagos de agua dulce se clasifican, sobre la base de su contenido de nutrimentos, en *eutróficos* ("bien alimentados", en griego) y *oligotróficos* ("mal alimentados", en griego). Como cabe esperar, muchos caen en medio de los dos grupos y se clasifican como *mesotróficos* ("medianamente alimentados"). Aquí describiremos los dos extremos.

Los **lagos oligotróficos** contienen muy pocos nutrimentos y la vida en ellos es relativamente escasa. Muchos deben su existencia a los glaciares que excavan depresiones en la roca desnuda y son alimentados por arroyos de montaña. Ante la escasez de sedimentos y vida microscópica que enturbien el agua, los lagos oligotróficos son cristalinos y la luz penetra a gran profundidad. Peces como la trucha, que requieren de agua bien oxigenada, a menudo prosperan en lagos oligotróficos porque hay escasa materia orgánica en descomposición que agote el oxígeno.

Los **lagos eutróficos** reciben aportaciones mayores de sedimentos, materia orgánica y nutrimentos inorgánicos (como el fósforo) del entorno, lo que les permite brindar sustento a comunidades densas (**FIGURA 28-26**). Estos lagos son más turbios tanto por los sedimentos en suspensión como por las



FIGURA 28-26 Un lago eutrófico
Ricos en nutrimentos disueltos gracias a los escurrimientos de la tierra —a menudo resultado de actividades humanas como la agricultura—, los lagos eutróficos brindan sustento a densas poblaciones de algas, fitoplancton y tanto a plantas flotantes como de raíz.

densas poblaciones de fitoplancton; por esta razón, la zona limnética iluminada es menos profunda. Los cuerpos muertos de los productores y de otras formas de vida caen a la zona profunda, donde sirven de alimento a los organismos descomponedores. Las actividades metabólicas de estos descomponedores consumen oxígeno, por lo que este elemento a menudo es escaso en la zona profunda de los lagos eutróficos.

Aunque los lagos muy grandes llegan a existir durante millones de años, con el tiempo, conforme se acumulan los sedimentos ricos en nutrimentos, los lagos oligotróficos tienden a convertirse en eutróficos por un proceso conocido como *eutroficación*. Este mismo proceso —que opera para los grandes lagos a lo largo del tiempo geológico— provoca que los lagos finalmente cedan el paso a tierra seca (véase el capítulo 26).

Efectos de las actividades humanas

Las actividades humanas aceleran considerablemente el proceso de eutroficación en virtud de los nutrimentos que se transportan a los lagos provenientes de fincas agrícolas, comederos, sistemas de alcantarillado e incluso céspedes suburbanos fertilizados. Los lagos enriquecidos en exceso se llenan de microorganismos cuyos cadáveres son objeto de ataque por parte de bacterias que agotan el oxígeno del agua. Las interacciones normales de la comunidad se trastornan al asfixiarse los organismos de niveles tróficos más altos. El lago Erie está sufriendo una severa eutrofización provocada por los detergentes con alto contenido de fosfato y por los escurrimientos que provienen de los campos agrícolas fertilizados, que, en conjunto, nutren densas poblaciones de fitoplancton. Existen acuerdos entre Estados Unidos y Canadá que han mejorado considerablemente la calidad del agua del lago Erie ayudando a evitar la eutrofización de los lagos de mayores dimensiones. Las especies invasoras siguen siendo un problema en los lagos mayores; los Grandes Lagos albergan unas 150 especies no nativas, incluido el mejillón cebra.

La lluvia ácida (véase el capítulo 27) plantea una amenaza de carácter muy diferente, en particular para los lagos pequeños y los estanques de agua dulce. En las montañas de Adirondack del estado de Nueva York, aproximadamente el 25 por ciento de los lagos han quedado sin vida a causa de la lluvia ácida. Puesto que las plantas de energía ahora emiten menos dióxido de azufre, muchos de estos lagos están mostrando signos de mejoría.

Las corrientes recolectan las aguas superficiales y la canalizan hacia los ríos

Las corrientes a menudo comienzan en las montañas donde el escurrimiento de la lluvia y la nieve derretida caen sobre la roca impermeable, la región *fuente* que se destaca en la **FIGURA 28-27**. Pequeños sedimentos llegan a las corrientes en este punto, el fitoplancton es escaso y el agua, clara y fría. Las algas se adhieren a las rocas en el lecho de la corriente, donde las larvas de insectos encuentran alimento y refugio. La turbulencia mantiene las corrientes provenientes de las montañas bien oxigenadas, por lo que constituyen un hogar adecuado para las truchas que se alimentan de larvas de insectos.

A menores alturas, en la región *de transición*, emergen pequeñas corrientes laterales o *subafluentes*, formando corrientes más anchas y que se desplazan más lentamente, así como pequeños ríos. El agua se calienta ligeramente y se incorpora más sedimento, lo que provee nutrimentos que permiten que las plantas acuáticas, las algas y el fitoplancton proliferen. Peces como la lubina negra, la perca azul y el bagre de canal (que requieren menos oxígeno que las truchas) viven aquí.

Conforme el terreno se vuelve más bajo y plano, el río se calienta, se ensancha y se vuelve lento y sinuoso. Corrientes laterales transportan sedimentos, ricos en nutrimentos y los depositan en el lecho del río. El agua se vuelve turbia con sedimentos y densas poblaciones de fitoplancton. Las bacterias descomponedoras agotan el oxígeno en el agua más profunda, pero las carpas y los bagres aún pueden prosperar donde el oxígeno es relativamente escaso. Cuando las lluvias o la nieve derretida son abundantes, el río inunda las tierras planas circundantes, o *llanuras de aluvión*, depositando una capa rica en sedimentos en el ecosistema terrestre adyacente.

Los ríos van a dar a los lagos o a otros ríos que finalmente los conducen al océano. Conforme el río se aproxima al nivel del mar, la tierra se aplana, la rapidez del flujo disminuye y los sedimentos se depositan. Esto interrumpe el flujo del río, descomponiéndolo en pequeños canales en medio de los ricos sedimentos. El agua salada del océano se mezcla con la entrante agua dulce, formando los **estuarios**, que son tierras pantanosas que brindan sostén a una enorme diversidad y productividad biológica.

La mayoría de las tierras húmedas de Estados Unidos son hábitat de agua dulce

La mayor parte de las tierras húmedas de Estados Unidos, llamadas ciénagas, pantanos, esteros o marismas, son ecosistemas de agua dulce. Algunos están aislados, mientras que otros se localizan cerca de los lagos o dentro de las llanuras de aluvión que forman los ríos. Los pantanos actúan como esponjas gigantes que absorben el agua cuando ésta es abundante y ayudan a reabastecer el subsuelo. Proveen lugares de crianza, alimentación y refugio para los peces de agua dulce, así como para muchas especies de aves y mamíferos. La región de los Everglades, en el sur de Florida, se cuenta entre las tierras húmedas más extensas del mundo.

Efectos de las actividades humanas

Los ríos son canalizados por el hombre (volviéndolos más profundos y rectos) para facilitar la navegación, evitar inundaciones y permitir la agricultura a lo largo de sus riberas. Este cambio ha provocado una creciente erosión, conforme los ríos fluyen más rápidamente, y pérdida de nutrimentos que las anteriores inundaciones suministraban a las llanuras de aluvión cercanas. En China se está construyendo actualmente la Presa de las Tres Gargantas, en el río Yang Tse Kiang, con el fin de suministrar agua para la agricultura. Esta presa está dejando atrapada el agua rica en nutrimentos que ya no llega al Mar del Este de China, donde anteriormente nutría a una extensa población de fitoplancton, la cual servía de sustento a una de las mayores industrias del pescado en el mundo y que ahora se encuentra amenazada por la presa más grande del mundo. En Estados Unidos las poblaciones de salmón de las zonas del noroeste del Pacífico y del noreste del Atlántico, que deben desovar en ríos limpios y que fluyen libremente, se han reducido considerablemente por las presas hidroeléctricas, la desviación de las aguas para regar los cultivos, la erosión resultante de las operaciones de tala, la pesca excesiva y la acidificación del agua por la lluvia ácida. En ambas costas de Estados Unidos, grupos estatales, federales y locales están

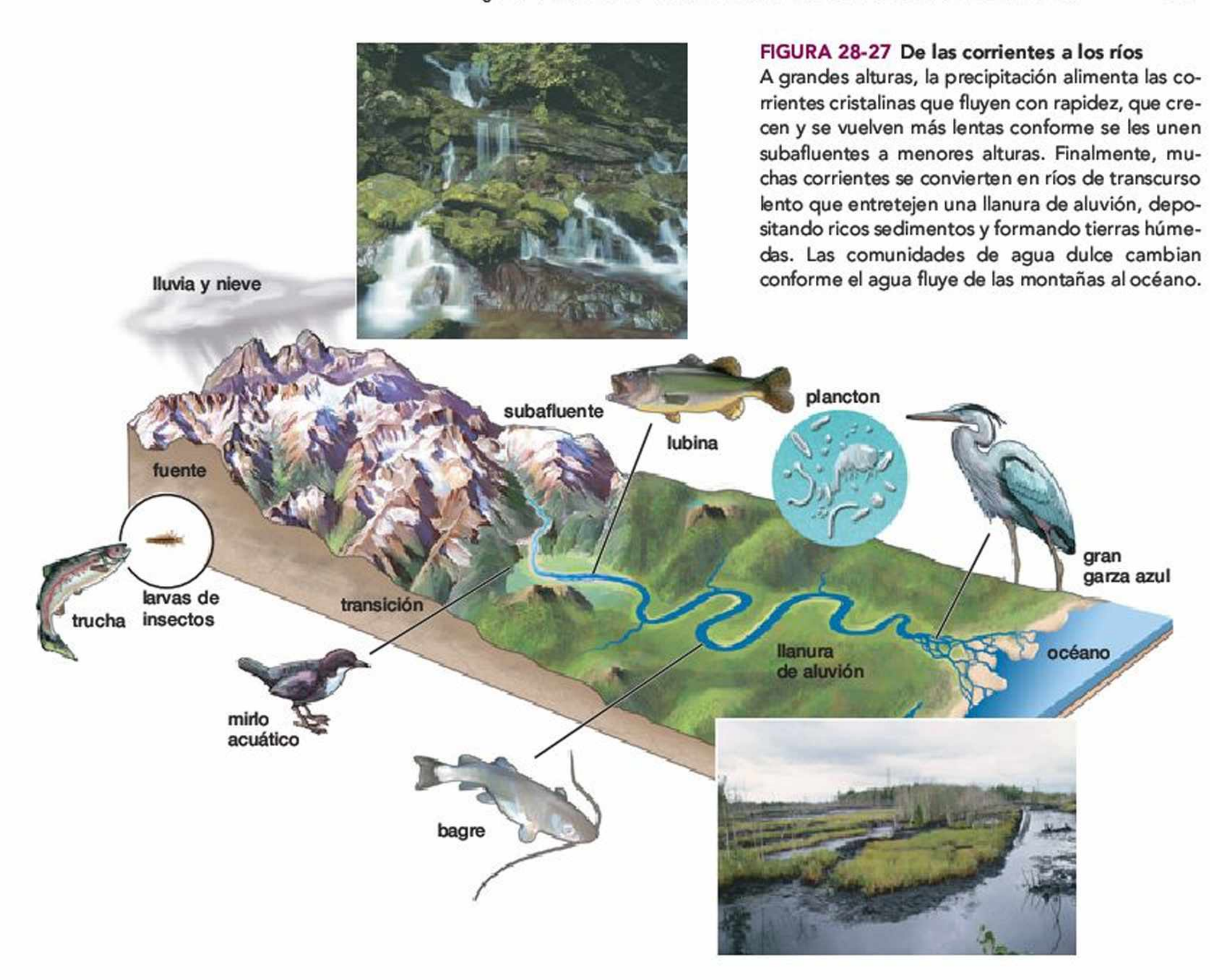


FIGURA 28-27 De las corrientes a los ríos
A grandes alturas, la precipitación alimenta las corrientes cristalinas que fluyen con rapidez, que crecen y se vuelven más lentas conforme se les unen subafluentes a menores alturas. Finalmente, muchas corrientes se convierten en ríos de transcurso lento que entretejen una llanura de aluvión, depositando ricos sedimentos y formando tierras húmedas. Las comunidades de agua dulce cambian conforme el agua fluye de las montañas al océano.

trabajando en la restauración de los ríos y las corrientes que brindan sustento a comunidades ricas en vida silvestre, incluyendo las poblaciones de salmón en peligro de extinción.

La tala de árboles y el drenado de agua dulce de tierras húmedas para la construcción, usos comerciales y la agricultura han reducido las extensiones de pantanos de agua dulce casi a la mitad en Estados Unidos. Además de eliminar hábitat de vida silvestre, esta pérdida contribuye a aumentar la severidad de las inundaciones. Por fortuna, organizaciones locales, estatales y federales han promulgado leyes y han fomentado las asociaciones para proteger los pantanos existentes y restaurar aquellos que han sufrido degradación. Como resultado, la tasa de pérdida de tierras pantanosas ha disminuido en Estados Unidos. Uno de los mayores intentos de restauración de un ecosistema es el Plan de Restauración de los Everglades, que aún está en proceso (véase el capítulo 29).

Los ecosistemas marinos cubren gran parte de la Tierra

En los océanos la capa superior de agua hasta una profundidad de aproximadamente 200 metros, donde la luz aún tiene la intensidad suficiente para hacer posible la fotosíntesis, se conoce como **zona fótica**. Por debajo de la zona fótica se encuentra la **zona afótica**, donde la energía proviene únicamente del excremento y del cuerpo de los organismos que se hunden o que nadan a esas profundidades (FIGURA 28-28).

Al igual que en los lagos, en los océanos la mayor parte de los nutrimentos se encuentra en el fondo o cerca de él, donde no hay suficiente luz para la fotosíntesis. Los nutrimentos disueltos en el agua de la zona fótica se incorporan constantemente al cuerpo de los organismos vivos y llegan al fondo marino cuando éstos mueren. Los nutrimentos se reponen gracias a dos fuentes principales: los escurrimientos de la tierra y la **surgencia** de las profundidades del océano. La surgencia ocurre alrededor de la Antártida y a lo largo de los litorales occidentales, como en California, Perú y África Occidental, donde los vientos dominantes desplazan el agua de la superficie y provocan que sea sustituida por agua fría y rica en nutrimentos de las profundidades. Como es de esperar, las mayores concentraciones de vida en los océanos se encuentran donde se combina la abundancia de luz con una fuente de nutrimentos, lo cual ocurre sobre todo en las regiones donde hay surgencia y en aguas costeras poco profundas.

Las aguas costeras sostienen la vida marina más abundante

Las zonas intermareas y próximas a las orillas

La mayor abundancia de vida en los océanos se encuentra en una estrecha franja que rodea las masas terrestres, donde el agua es poco profunda y adonde llega un flujo constante de nutrimentos provenientes de la tierra. Las aguas costeras se componen de la **zona intermareas**, el área que el agua cubre y

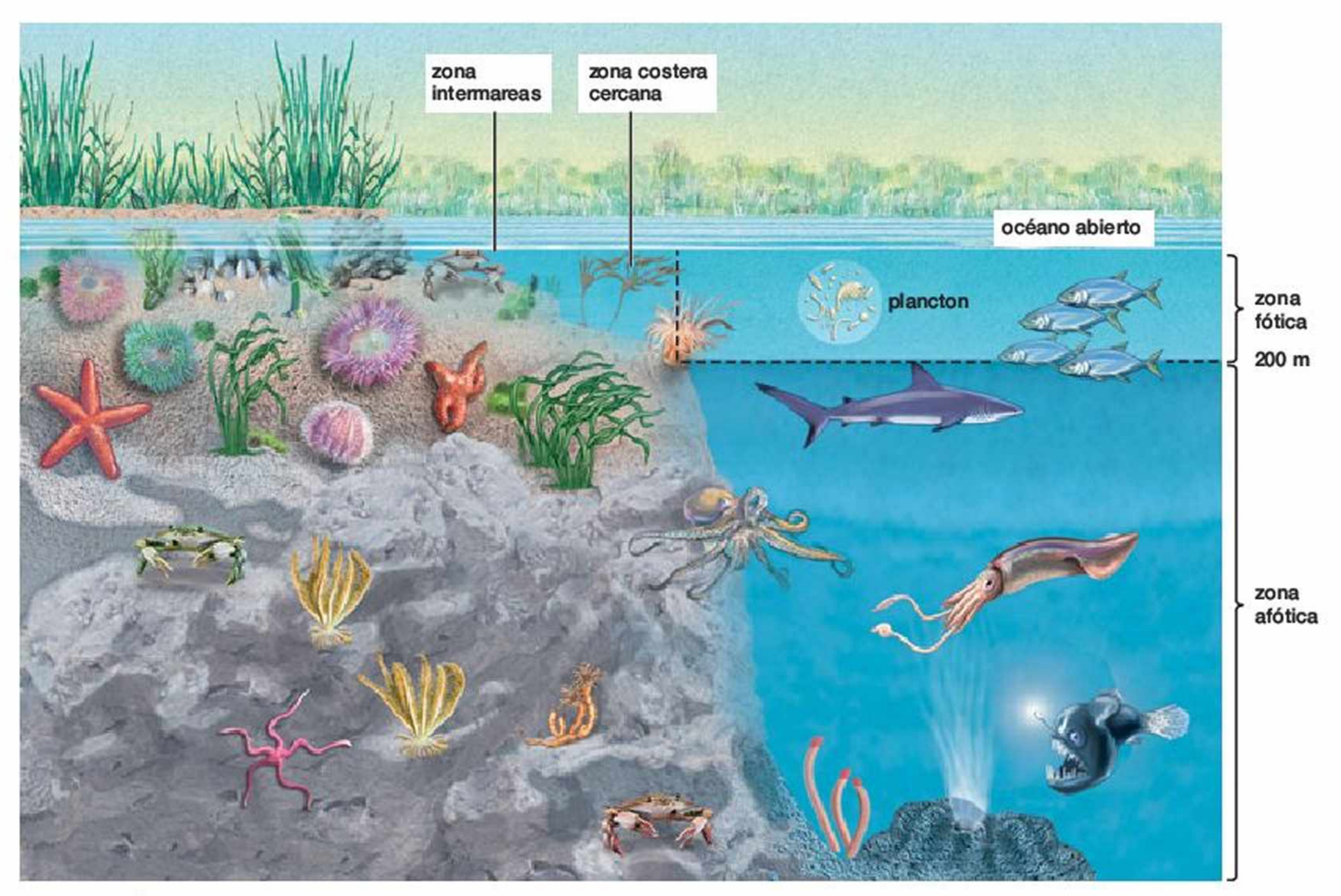


FIGURA 28-28 Zonas de vida oceánica
La fotosíntesis puede efectuarse sólo en la zona fótica superior, que incluye la región intermareas y la zona costera cercana, así como las aguas superiores del océano abierto. La vida que permanece en la zona afótica depende del material rico en energía que flota a la deriva proveniente de la zona fótica o, en el caso único de las comunidades hidrotermales, de la energía almacenada en el sulfuro de hidrógeno.

deja al descubierto alternativamente al subir y bajar la marea, y la **zona costera cercana**, el área relativamente poco profunda, pero siempre sumergida, que incluye las bahías y los pantanos costeros (**FIGURA 28-29**). Los pantanos costeros incluyen las marismas, las cuales son áreas costeras con suave pendiente que están protegidas de las olas, y los estuarios, pantanos que se forman donde los ríos se unen con los océanos. Ambos contienen acumulaciones ricas en sedimentos. La zona costera cercana es la única parte del océano donde crecen plantas tolerantes a un medio salino o algas marinas grandes ancladas al fondo. Asimismo, la abundancia de nutrimentos y luz solar en esta zona favorece el crecimiento de una auténtica sopa de fitoplancton fotosintetizante. Asociados con estas plantas y protistas hay animales de casi todos los fila: gusanos anélidos, anémonas de mar, medusas, erizos de mar, estrellas de mar, mejillones, caracoles, peces y nutrias, entre muchos otros. En las aguas costeras vive permanentemente un gran número y variedad de organismos, pero muchos que pasan la mayor parte de su vida en el mar abierto vienen a las aguas costeras a reproducirse. En particular, las bahías, las marismas y los estuarios son los lugares de cría de organismos como los cangrejos, camarones y un amplio surtido de peces, entre ellos la mayoría de las especies de importancia comercial. A cierta distancia de la costa de California, grandes bosques submarinos de quelpos brindan alimento y abrigo a una rica colección de peces e invertebrados, los que, a la vez, sirven de alimento a nutrias de mar y focas (véase la figura 28-29d). La productividad de los pantanos de agua dulce y de agua salada se encuentra en segundo lugar, sólo después de la productividad de las selvas tropicales.

Efectos de las actividades humanas

A medida que la población aumenta en las regiones cercanas a la costa y conforme recursos como el petróleo se vuelven cada vez más escasos, se intensifica el conflicto entre la preservación de los pantanos costeros como hábitat de la vida silvestre y el desarrollo de estas áreas para vivienda, puertos, dársenas para yates y extracción de energía. Los estuarios también se ven amenazados por los escurrimientos de las actividades agrícolas, los cuales proveen una gran cantidad de nutrimentos que fomentan el crecimiento excesivo de productores, cuyos cuerpos en descomposición agotan el oxígeno del agua, exterminando peces e invertebrados. La pérdida de grandes extensiones de pantanos costeros, que sirven como zonas de transición entre la tierra y el mar, aumentaron el daño provocado por el huracán Katrina en Nueva Orleáns, Louisiana, en 2005. Por fortuna, los esfuerzos conservacionistas han frenado la pérdida de pantanos en Estados Unidos, y algunos de ellos, como los Everglades de Florida, se han recuperado.









FIGURA 28-29 Ecosistemas cercanos a la costa
a) Una marisma del este de Estados Unidos. Extensiones de agua poco profunda bordeadas de hierba de los pantanos (*Spartina*) constituyen un excelente hábitat y lugares de cría para muchos organismos marinos y aves costeras. ***b)*** Aunque las arenas movedizas representan un obstáculo para la vida, las hierbas las estabilizan y animales como este cangrejo *Emerita* (recuadro) excavan en la arenosa zona intermareas. **c)** Costa intermareas rocosa de Oregon, donde los animales y las algas se aferran a la roca contra las olas batientes y resisten la sequía durante la bajamar. (Imagen en recuadro) Unas vistosas estrellas de mar se aferran a las rocas rodeadas de algas (*Fucus*). ***d)*** Quelpos (algas marinas) altísimos se balancean en las transparentes aguas a cierta distancia de la costa sur de California y constituyen la base de una variada comunidad de invertebrados, peces y (recuadro) una que otra nutria marina. **PREGUNTA: Los ecosistemas cercanos a la costa tienen la más alta productividad en el océano. ¿Qué factores explican esto? ¿Cuál de los ecosistemas ilustrados aquí crees que tiene la productividad más elevada y por qué?**

Arrecifes de coral

En las cálidas aguas tropicales, cuando se da la combinación correcta de profundidad del fondo, acción de las olas y nutrimentos, ciertas algas especializadas y corales construyen arrecifes con sus propios esqueletos de carbonato de calcio. Los **arrecifes de coral** abundan sobre todo en las aguas tropicales de los océanos Pacífico e Índico, en el Caribe y en el golfo de México hasta el extremo sur de Florida, donde las temperaturas máximas del agua fluctúan entre 22 y 28°C.

Los corales constructores de arrecifes, emparentados con las anémonas, albergan ciertas algas unicelulares fotosintéticas en el interior de sus tejidos, en una relación mutualista. Las algas representan hasta la mitad del peso del pólipo coralino y dan a los corales sus brillantes y variados colores (**FIGURA 28-30**). Estos corales prosperan en la zona fótica a profundidades de menos de 40 metros, donde la luz penetra en el agua transparente y suministra energía para la fotosíntesis. Las algas aprovechan los altos niveles de nitrógeno, fósforo y dióxido de carbono de los tejidos coralinos. A cambio, las algas aportan alimento al coral y ayudan a producir carbonato de calcio, que forma el esqueleto del coral. Los esqueletos de los corales se acumulan a lo largo de miles de años y ofrecen puntos de anclaje para diversas formas de algas, así como refugio y alimento a la más variada comunidad de algas, invertebrados y peces de todo el océano (véase la figura 28-30). En ciertos aspectos, podría considerarse a los arrecifes de coral como el equivalente oceánico de las selvas tropicales, pues son el hogar de más de 90,000 especies conocidas y es probable que exista un número 10 veces superior de especies aún sin identificar. La Gran Barrera de Arrecifes en Australia sostiene más de 200 especies tan sólo de coral y un solo arrecife quizás albergue 3000 especies identificadas de peces, invertebrados y algas.



FIGURA 28-30 Arrecifes de coral
a) Los arrecifes de coral, que se componen de cuerpos de corales y algas, crean el hábitat de una comunidad extraordinariamente variada de animales de colores extravagantes. *b)* Muchos peces, entre ellos este cirujano azul, se alimentan de coral (advierte los corales de color amarillo brillante en el fondo). Una inmensa variedad de invertebrados, como *c)* esta esponja y *d)* este pulpo de anillos azules, viven entre los corales de la Gran Barrera de Arrecifes de Australia. Este diminuto pulpo (de 15 centímetros totalmente extendido) es una de las criaturas más venenosas del planeta. PREGUNTA: ¿Por qué la "decoloración" amenaza la vida de los arrecifes de coral? ¿Qué provoca la decoloración?

Efectos de las actividades humanas
Todo lo que disminuya la transparencia del agua perjudica a los socios fotosintetizadores del coral y dificulta el crecimiento de éste. Cuando la gente cultiva, tala o urbaniza terrenos costeros, la erosión acarrea limo al agua y un exceso de nutrimentos que fomentan la eutrofización que reduce tanto la luz solar como el oxígeno. El limo ha arruinado varios arrecifes cerca de Honolulu, Hawai. En las Filipinas, la tala de selvas vírgenes ha intensificado terriblemente la erosión, lo que provoca la destrucción de arrecifes de coral y de selvas tropicales.

En muchos países tropicales, de los arrecifes se recolectan moluscos, tortugas, peces, crustáceos y los corales mismos con más rapidez que aquella con la que pueden reproducirse. Muchos de ellos se venden a los turistas, coleccionistas de conchas y dueños de acuarios de los países desarrollados. La eliminación de peces e invertebrados depredadores de los arrecifes puede trastornar el equilibrio ecológico de la comunidad y permitir un crecimiento desproporcionado de las poblaciones de erizos o estrellas de mar, que se alimentan de los corales.

Complejas interacciones derivadas de las actividades humanas y del calentamiento global aceleran la propagación de enfermedades entre los corales. La *decoloración del coral* ocurre cuando las aguas se calientan demasiado, lo que provoca que los corales expulsen sus coloreadas algas simbióticas y queden de un color blanco. En 2002 la Gran Barrera de Arrecifes de Australia sufrió decoloración en el 60 por ciento de sus corales. Las algas regresarán si el agua se enfría; pero sin sus algas asociadas, los corales morirán poco a poco de inanición. Los arrecifes de coral de Florida padecen los efectos de la decoloración, las infecciones y los sedimentos que nublan el agua y promueven el crecimiento de algas dañinas. Más de un millón de buzos y de personas que practican el *snorkel* visitan estos arrecifes anualmente y en ocasiones provocan daños a los corales.

Sin embargo, también hay algunas buenas noticias. La prohibición de la pesca en pequeñas reservas de arrecifes de coral en los cayos de Florida ha permitido la recuperación de varias especies importantes. Muchos arrecifes de coral también están protegidos como parte de los santuarios marinos más grandes del mundo: el parque marino de la Gran Barrera de Arrecifes de Australia y el Monumento Nacional Marino de las Islas Hawaianas del Noroeste. En conjunto, unas 20,000 especies prosperan en estas dos zonas de concentración de biodiversidad.

El océano abierto

Más allá de las regiones costeras se extienden inmensas regiones del océano donde el fondo está a una profundidad demasiado grande, lo que hace imposible que las plantas puedan fijarse a él y, al mismo tiempo, reciban la luz suficiente para

crecer. En el océano abierto (**FIGURA 28-31**), la mayor parte de la vida se limita a la zona fótica superior, donde las formas de vida son **pelágicas** —es decir, nadan o flotan libremente— durante toda su existencia. La red alimentaria del océano abierto depende del fitoplancton, que se compone de protistas fotosintéticos microscópicos, principalmente diatomeas y dinoflagelados (figura 28-31d). Estos organismos son consumidos por el zooplancton, compuesto de pequeñísimos crustáceos que son parientes de los cangrejos y las langostas (figura 28-31e). El zooplancton, a la vez, sirve de alimento a invertebrados más grandes, peces pequeños e incluso mamíferos marinos como la ballena jorobada (véase la figura 28-31b).

Para mantenerse a flote en la zona fótica, donde la luz solar y el alimento son abundantes, muchos integrantes de la comunidad planctónica tienen gotitas de aceite en sus células o protuberancias largas para retardar su hundimiento (véase la **FIGURA 28-31d**). Casi todos los peces cuentan con vejigas natatorias que llenan de gas para regular su flotabilidad. Algunos animales nadan activamente para permanecer en la zona fótica. Muchos crustáceos pequeños migran a la superficie de noche para alimentarse y luego se hunden a las profundidades oscuras durante el día, con lo cual evitan a los depredadores que los localizan mediante el sentido de la vista, como los peces. La cantidad de vida pelágica varía enormemente de un lugar a otro. La azul transparencia de las aguas tropicales se debe a la falta de nutrimentos, que limita la concentración de plancton en el agua. Las aguas ricas en nutrimentos que sostienen una comunidad grande de plancton son verdosas y relativamente turbias.

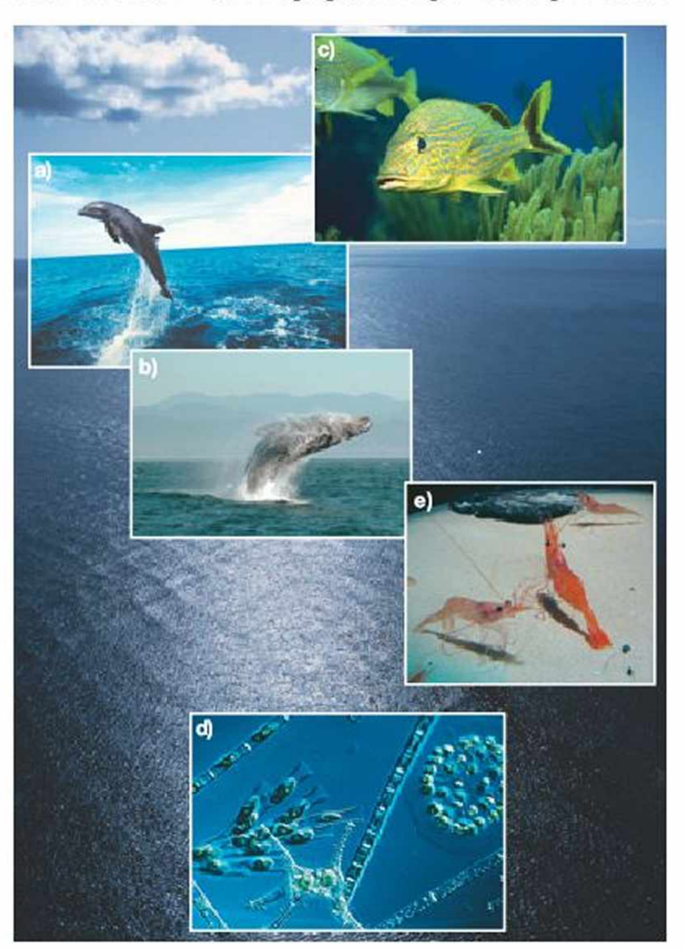


FIGURA 28-31 El océano abierto
El océano abierto sostiene una vida abundante en la zona fótica, incluidos mamíferos marinos como ***a)*** las marsopas, ***b)*** las ballenas jorobadas y ***c)*** peces como el jurel azul. ***d)*** El fitoplancton fotosintético es el productor del que depende, en última instancia, la mayor parte del resto de la vida marina. El fitoplancton sirve de alimento al ***e)*** zooplancton, representado aquí por este diminuto crustáceo. Las protuberancias espinosas de estas criaturas planctónicas les ayudan a no hundirse más abajo de la zona fótica.

Efectos de las actividades humanas

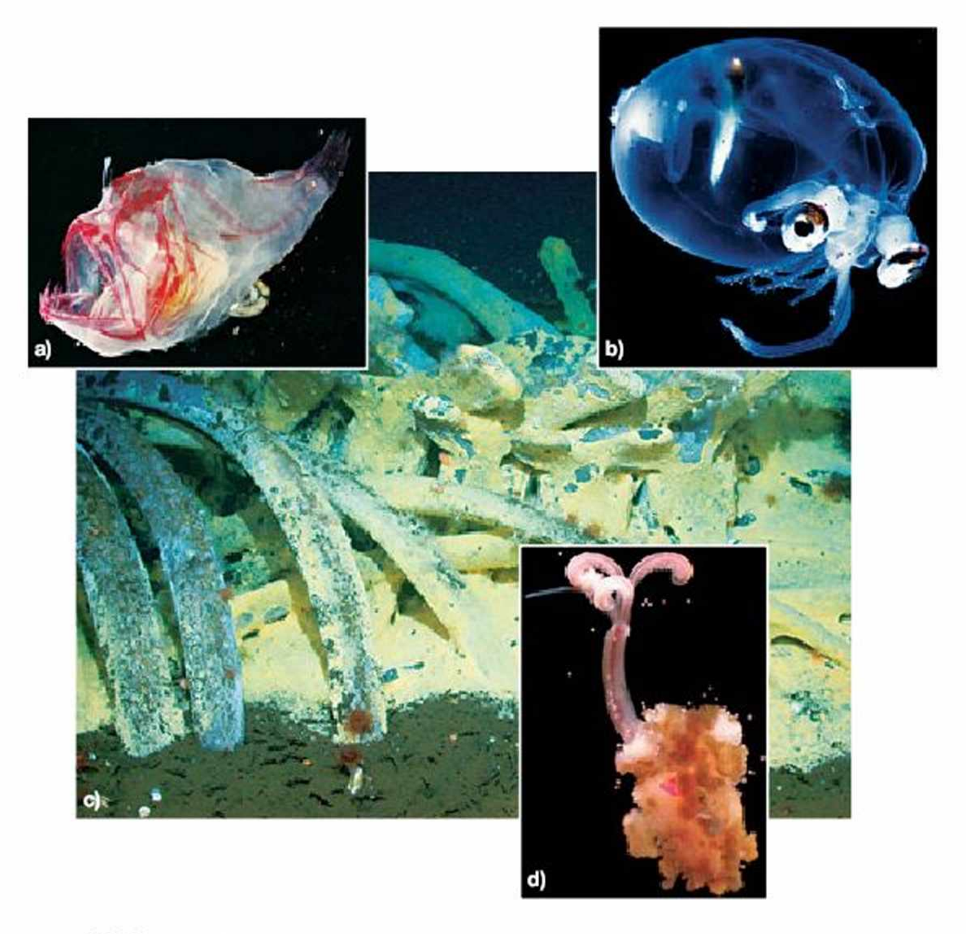
Dos grandes amenazas para el océano abierto son la contaminación y la pesca excesiva. Los navíos que surcan los mares arrojan diariamente por la borda millones de recipientes de plástico; por si fuera poco, el agua y el viento arrastran desde la tierra más recipientes de plástico. Las desprevenidas tortugas de mar, gaviotas, marsopas, focas y ballenas confunden el plástico con alimento, por lo que muchos de estos animales mueren después de consumirlo. El petróleo contamina el océano abierto desde muchas fuentes, como los derrames de buques cisterna cargados de petróleo, el escurrimiento por eliminación incorrecta en tierra, las fugas de pozos petroleros marinos y la filtración natural. El río Mississippi transporta sedimentos cargados de nutrimentos de los fertilizantes que contienen nitrógeno y los vierte en el golfo de México, donde propician el crecimiento excesivo de fitoplancton. El plancton muere, se hunde en el lecho marino y provee un festín para las bacterias descomponedoras que agotan el oxígeno de las profundidades marinas. Durante los meses calurosos, esto crea en el fondo del mar una *zona muerta*, donde la comunidad marina casi se ha extinguido por completo. La zona muerta amenaza tanto a la comunidad ecológica local como a la industria de la pesca que depende de la salud del ecosistema. Zonas muertas similares se están desarrollando en las aguas costeras de todo el mundo.

La creciente demanda de pescado para alimentar a una población humana en aumento, aunada a las tecnologías pesqueras cada vez más eficientes, ha provocado la pesca excesiva no sustentable (véase el capítulo 29). Las poblaciones de bacalao del este de Canadá, algunas vez abundantes, actualmente casi se han extinguido, a pesar de que hace más de una década se impusieron severas restricciones a la pesca; es probable que la explotación pesquera del bacalao en Nueva Inglaterra siga el mismo destino. Las poblaciones de abadejo, pez espada, atún y muchos tipos de mariscos también han disminuido espectacularmente como resultado de la pesca excesiva. El dragado en busca de peces, vieiras y cangrejos no sólo ha agotado muchas de estas poblaciones, sino que también daña los ecosistemas del lecho marino al perjudicar a muchas otras especies. Las poblaciones de tiburones han disminuido drásticamente y ahora muchas de ellas están en peligro de extinción a causa de la sobreexplotación. Estos depredadores de lento crecimiento son especies clave en las redes alimentarias del océano. Puesto que muchos tipos de tiburones no se reproducen sino hasta que llegan a los 10 años o más de vida y engendran unos cuantos descendientes, sus poblaciones se recuperan muy lentamente.

Por todo el mundo se han establecido cada vez más reservas marinas, lo que impulsa mejoras sustanciales en la diversidad, el número y el tamaño de animales marinos dentro de estas áreas. Las zonas cercanas se benefician porque las reser-

FIGURA 28-32 Habitantes de las profundidades

a) Un pez víbora, cuyas enormes mandíbulas y filosos dientes le permiten atrapar y tragar a su presa completa, seduce a sus víctimas con su atractiva luminiscencia. ***b)*** Un calamar de las profundidades del océano. ***c)*** El esqueleto de una ballena constituye una enorme fuente de nutrimentos en el fondo del mar. d) Un "gusano zombi" puede insertar la parte inferior de su cuerpo, con forma de raíz, profundamente en los huesos del cadáver en descomposición de la ballena.



vas actúan como guarderías que ayudan a restaurar las poblaciones fuera de la reserva. Muchos países han establecido límites máximos a la pesca de tiburones y de otras poblaciones amenazadas de peces, en tanto que el dragado se prohibió recientemente en la costa occidental de Estados Unidos para proteger a las comunidades marinas. El cultivo de peces, o *acuicultura,* también puede ayudar a satisfacer la demanda de ciertos tipos de peces y mariscos, como el camarón y el salmón, pero las granjas de peces y camarones deben planearse y administrarse cuidadosamente para no perjudicar los ecosistemas locales.

Comunidades únicas cubren el lecho oceánico

Comunidades en las profundidades del océano

Debajo de la zona fótica, la única energía disponible en la mayoría de las regiones proviene de los excrementos y los cadáveres que bajan a la deriva. No obstante, la vida dentro de la zona afótica se encuentra en cantidades y variedades asombrosas, incluyendo peces de formas extrañas, calamares, corales, gusanos, pepinos de mar, estrellas de mar y moluscos (**FIGURA 28-32**). En esa zona, muchos animales generan su propia luz utilizando complejas vías metabólicas que liberan energía lumínica, un fenómeno conocido como bioluminiscencia. Algunos peces mantienen colonias de bacterias bioluminiscentes en visibles cámaras especiales en sus cuerpos. La bioluminiscencia ayuda a los habitantes del fondo marino a ver (muchos de ellos tienen enormes ojos), a atraer a sus presas (figura 28-32a), o bien, a sus parejas. Poco se sabe acerca del comportamiento y la ecología de estas criaturas sorprendentes y exóticas, que nunca sobreviven si se les trae a la superficie marina.

Recientemente se han encontrado comunidades enteras —incluidas especies nuevas para la ciencia— que se alimentan de cadáveres de ballenas, cada una de las cuales provee unas 40 toneladas en promedio de alimento al lecho oceánico (figura 28-32c). Primero, los peces y los cangrejos se encargan de despojar al cadáver de los músculos y la grasa; luego, densas masas de gusanos, almejas y caracoles se abarrotan sobre el enorme esqueleto para extraer las grasas almacenadas en los huesos. Los cuerpos de los "gusanos zombi" comedores de huesos, descritos por primera vez en 2005, están formados principalmente de estructuras con forma de raíces que perforan los huesos, una estrategia alimentaria nunca antes observada (figura 28-32d). Las bacterias anaeróbicas continúan después con la descomposición de los huesos, y una comunidad sumamente diversa de almejas, gusanos, mejillones y crustáceos se moviliza para alimentarse de las bacterias presentes en ese estado de descomposición, que bien puede durar varias décadas.

Comunidades de las chimeneas hidrotermales

En 1977 los geólogos que exploraban la fisura de las Galápagos (una zona del lecho del Pacífico donde las placas que forman la corteza terrestre se están separando) encontraron unas chimeneas que arrojaban agua sobrecalentada y ennegrecida por su contenido de azufre y minerales. En torno a estas chimeneas había una rica **comunidad hidrotermal** de peces rosados, cangrejos blancos ciegos, enormes mejillones, almejas blancas, anémonas de mar, gusanos tubulares gigantes y caracoles que portaban armazones cubiertos de placas de hierro (**FIGURA 28-33**). Se han encontrado cientos de nuevas especies en estos hábitat especializados y que ahora se han descubierto en muchas regiones de las profundidades del mar donde las placas tectónicas se están separando, permitiendo la expulsión de material del interior de la Tierra.

En este singular ecosistema las bacterias sulfurosas son los productores primarios. Estas bacterias obtienen energía de una fuente insólita que es mortífera para casi todas las demás formas de vida: el sulfuro de hidrógeno que sale de las grietas de la corteza terrestre. Este proceso, llamado *quimiosíntesis*, ocupa el lugar de la fotosíntesis en estas comunidades de chi-



FIGURA 28-33 Comunidades de las chimeneas hidrotermales Las "chimeneas negras" arrojan agua sumamente caliente rica en minerales que proveen tanto energía como nutrimentos a la comunidad de los respiraderos. Los gusanos rojos tubulares gigantes de casi 3 metros de largo llegan a vivir 250 años. Algunas partes de estos gusanos son de color rojo por la hemoglobina captadora de sulfuro de hidrógeno. (**Imagen en recuadro**) El pie de este caracol de la comunidad hidrotermal está protegido por escamas recubiertas con sulfuro de hierro.

meneas, que prosperan a casi dos kilómetros por debajo de la superficie del océano. Muchos animales de las chimeneas consumen los microorganismos directamente; otros, como el gusano tubular gigante (que carece de tracto digestivo), alojan las bacterias en órganos especiales de su cuerpo y obtienen de ellas toda la energía que necesitan. El gusano, que llega a alcanzar una longitud de casi tres metros, debe su color rojo a una forma especial de hemoglobina que transporta sulfuro de hidrógeno a las bacterias simbióticas. Estos gusanos tubulares ostentan el récord de longevidad entre los invertebrados: la asombrosa cantidad de 250 años.

Las bacterias y las arqueas que habitan en las comunidades de las chimeneas tienen el récord de supervivencia a temperaturas elevadas. Algunas sobreviven en agua a temperaturas de hasta 120°C (248°F); a esta profundidad el agua alcanza temperaturas muy por encima de la ebullición debido a la enorme presión. Los científicos investigan cómo se las arreglan las enzimas y demás proteínas de estos microbios amantes del calor para continuar funcionando a temperaturas que destruirían las proteínas de nuestro cuerpo; también indagan formas de dar algún uso comercial a estas asombrosas proteínas.

28.5 LOS ECOSISTEMAS DE MÉXICO

Uno de los principales criterios de clasificación de la diversidad de los ecosistemas es a partir de los tipos de vegetación. A continuación se muestra una revisión de los diferentes tipos de vegetación y, posteriormente, un análisis de la fauna.

Selva húmeda y subhúmeda

Esta región comprende las selvas alta perennifolia, alta subperennifolia, mediana subperennifolia, mediana subcaducifolia y mediana caducifolia.

La selva alta perennifolia o bosque tropical perennifolio

Es la más exuberante por su clima de tipo cálido húmedo, con una temporada sin lluvias muy corta o inexistente. La altitud en la que se le puede encontrar varía entre los 0 a 1,000 o 1,500 msnm. Su temperatura varía entre 20 a 26°C. Se encuentra en la península de Yucatán, en el noreste de Chiapas y en la región limítrofe de Chiapas, Oaxaca y Veracruz. La composición florística del bosque tropical perennifolio es muy variada y rica en especies. Predominan árboles que permanecen verdes durante todo el año, como el "chicle", "platanillo", orquídeas, helechos, epífitas y lianas. Sobresale el "barbasco" que ha sido muy utilizado para la síntesis de hormonas esteroides.

La selva mediana o bosque tropical subcaducifolio

Se caracteriza porque aproximadamente la mitad de sus árboles pierden las hojas en la temporada de sequía. Se distribuye entre altitudes que van de 0 a 1,300 m, con temperaturas entre 0 a 28°C. En general, se considera que se trata de bosques densos, en los cuales se encuentran ejemplares de "parota" o "guanacaste", "cedro rojo", así como distintas especies de lianas y epífitas; además, algunas especies de sus árboles se utilizan como recursos maderables. Se presenta de manera discontinua desde el centro de Sinaloa hasta la zona costera de Chiapas, por la vertiente del Pacífico, y forma una franja angosta que abarca parte de Yucatán, Quintana Roo, Campeche, Veracruz y Tamaulipas.

Selva seca

Esta región comprende la selva baja caducifolia, selva baja espinosa, palmar, sabana y mezquital.

La selva baja o bosque tropical caducifolio

Se encuentra en regiones de clima cálido, que se desarrolla entre los 0 a 1,900 msnm, con una temperatura media anual de 20 a 29°C, de acuerdo con su grado de humedad. Tiene una estación de secas y otra de lluvias muy marcadas a lo largo del año. Sus árboles pierden las hojas en forma casi total durante un lapso de cinco a ocho meses. Este tipo de vegetación cubre extensiones desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas, así como parte de Baja California Sur. Hay tres franjas aisladas mayores: una en Tamaulipas, San Luis Potosí y norte de Veracruz; otra en el centro de Veracruz; y una más en Yucatán. Entre las especies más frecuentes se encuentran el "copal" y el "pochote". Son comunes también cactus de formas columnares. Es un ecosistema que se encuentra seriamente amenazado.

Zonas áridas y semiáridas

Esta región comprende chaparral, pastizal, matorral subtropical, matorral submontañoso, matorral espinoso tamaulipeco,

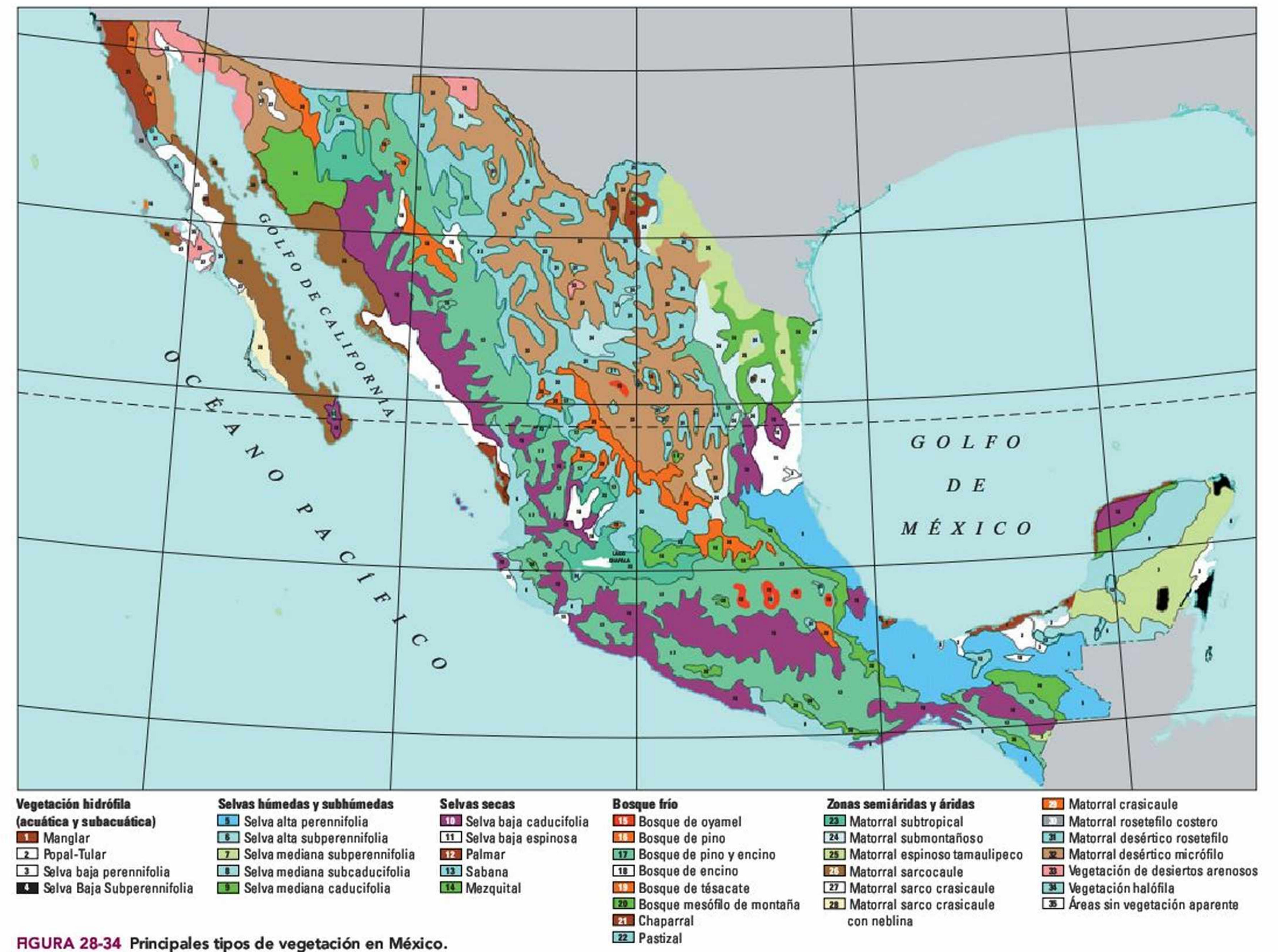


FIGURA 28-34 **Principales tipos de vegetación en México.**
(Fuente: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.)

matorral sarcocaule, matorral sarco crasicaule, matorral sarco crasicaule con neblina, matorral crasicaule, matorral rosetefilo costero, matorral desértico rosetefilo, matorral desértico microfilo, vegetación de desiertos arenosos y vegetación halofila.

El bosque espinoso

En su mayoría, está compuesto de "árboles espinosos" como el mezquite, "guisache", "tintal", "palo blanco", cactus y "cardón". Es difícil delimitarlo, porque se convierte de ma-nera paulatina en bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo o pastizal, de manera que se encuentra en "manchones" entre estos tipos de vegetación. Se distribuye desde los 0 hasta los 2,200 msnm en terrenos planos, existiendo en una gran variedad de climas que incluye de cálido a templado y de semihúmedo a seco. La temperatura varía de 17 a 29°C, con una temporada de sequía de cinco a nueve meses. Como su suelo es propicio para la agricultura, por desgracia su destrucción se ha acelerado.

El matorral xerófilo

Tiene clima seco estepario, desértico y templado con lluvias en invierno. La temperatura media anual varía de 12 a 26°C. Su flora se caracteriza por la presencia de espinas y la pérdida de hojas en temporadas desfavorables, por lo que hay numerosas especies de plantas que sólo se hacen evidentes cuando el suelo tiene suficiente humedad. Presentan una gran diversidad de formas, existiendo diferentes tipos como son el mezquital (con acacia); el matorral crasicaule (cardón), el matorral sarcocrasicaule (chollas), el matorral sarcocaule (copal, matacora y ocotillo), el matorral sarcocrasicaule de neblina, el matorral desértico micrófilo, el matorral desértico rosetófilo, el matorral espinoso tamaulipeco (palo verde), el matorral submontano (barreta y guajillo) y chaparral (manzanita y rosa de castilla).

El pastizal

Es un tipo de vegetación que se encuentra dominada por las gramíneas o pastos. Los arbustos y los árboles son escasos. Comprende de seis a nueve meses secos, con un clima seco estepario o desértico. Las variantes principales de este tipo de vegetación en México son: la sabana (clima tropical con lluvias en verano) a lo largo de la Costa del Pacífico y la llanura costera del Golfo en Veracruz y Tabasco. En este tipo de vegetación predominan las gramíneas, plátanos y curcubitáceas, como el chayote, el chilacayote y las calabazas. La pradera de alta montaña está conformada por especies de pastos de pocos centímetros de altura. Se encuentra en las montañas y volcanes más altos del país, en el norte de la altiplanicie mexicana, en los estados de Hidalgo y Puebla.

Bosque frío

Esta región comprende bosque de oyamel, bosque de pino, bosque de pino y encino, bosque de encino, bosque de tésacate y bosque meéfilo de montaña.

El bosque de encino

Está conformado por robles. Se distribuyen casi por todo el país, desde el nivel del mar hasta 3,000 m de altitud, por lo que el clima varía de caliente o templado húmedo a seco. La temperatura media anual de 10 a 26°C. En general, está muy relacionado con bosques de pinos, por lo que las comunidades de pino-encino son las que tienen la mayor distribución en los sistemas montañosos del país; como se utilizan para obtener leña y carbón, son las más explotadas en la industria forestal.

El bosque de coníferas

Se encuentra generalmente en regiones templadas, semifrías y montañosas. Es característico de muchas zonas del país, presentando una amplia diversidad florística y ecológica. Dentro de este tipo de vegetación, el bosque de pinos es el de mayor importancia; después le sigue el bosque de oyamel. Los bosques de pino y de abeto están siempre verdes, es decir, la mayoría de estos árboles conservan sus hojas durante todo el año. El bosque de coníferas lo encontramos en la Sierra Madre Occidental, principalmente en los estados de Chihuahua, Durango y Michoacán.

El bosque mesófilo de montaña o bosque de niebla

Se encuentra en sitios con clima templado y húmedo, en altitudes de 800 a 2,400 msnm, por lo que sus temperaturas son muy bajas, llegando incluso a los 0°C. Durante la época de lluvias, que dura de ocho a 12 meses, prácticamente llueve todo el día. Este tipo de bosque se distribuye de manera discontinua desde el suroeste de Tamaulipas hasta el norte de Oaxaca y Chiapas, y desde el norte de Sinaloa hasta Chiapas. También se encuentran manchones en el Valle de México. Este ecosistema es, sin duda, uno de los más atractivos por su exuberante vegetación y por la niebla que lo cubre; además tiene una gran diversidad y riqueza de orquídeas.

Vegetación acuática y subacuática

Esta región comprende manglar, popal tular, selva baja perennifolia y selva baja subperennifolia.

La vegetación hidrófila

Está constituida por comunidades de plantas estrechamente relacionadas con el medio acuático o con los suelos permanentemente saturados de agua. De manera general, se presentan en casi todos los tipos de climas, desde muy húmedos hasta climas más secos. Los principales tipos de esta vegetación son el manglar, popal tular y la vegetación de galería, principalmente.

El manglar

Es una asociación de matorrales y árboles que habitan zonas costeras inundadas de agua salobre, tales como el mangle rojo, mangle negro y mangle blanco. El tular está compuesto por plantas enraizadas en las orillas de lagos y lagunas, como los tules o carrizales. La vegetación acuática conocido como popal es aquella que crece en aguas pantanosas o de agua dulce estancada. Aquí encontramos heliconias, galateas y la hojilla. La vegetación de galería es la que crece a las orillas de los ríos y arroyos, lugares donde crece la escobilla y el mimbre.

Fauna

México ocupa el primer lugar en el mundo en cuanto a reptiles se refiere, con 717 especies; el segundo lugar en diversidad

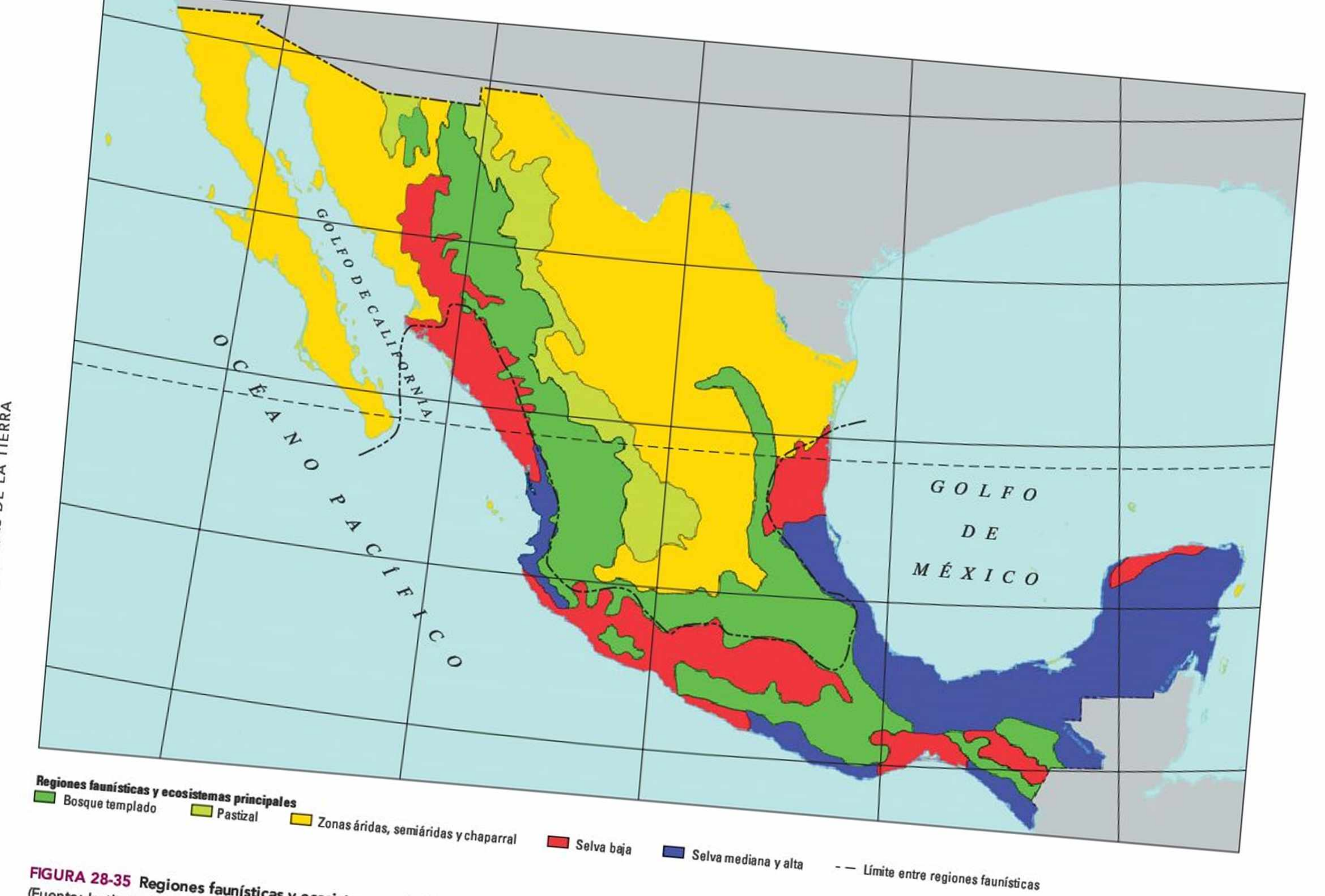


FIGURA 28-35 **Regiones faunísticas y ecosistemas principales en México.** (Fuente: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.)

de mamíferos, al contar con 449 especies; el cuarto lugar en anfibios, con 282 especies, y el decimosegundo lugar en aves, con 1,150 especies.

Es importante destacar que a los mares mexicanos llegan especies migratorias como la ballena gris; además, se pueden encontrar elefantes marinos, así como diferentes tipos de tortugas marinas y delfines.

Los bosques ubicados en el Estado de México y en Michoacán son zonas de hibernación para especies migratorias del norte del continente, como la mariposa monarca.

De acuerdo con la distribución de la fauna propuesta por Wallace, América se divide principalmente en dos regiones: neártica y neotropical.

Región neártica

Abarca la mayor parte de Norteamérica, así como el centro y norte de México, en las sierras Madre Oriental y Occidental y en las sierras volcánicas del centro del país. En esta zona hay diferentes ecosistemas: matorral desértico, chaparral, pastizal, matorrales semiáridos, bosques templados y matorrales asociados. Algunas especies de esta región son oso negro, tejón de Norteamérica, lince lobo, venado cola negra, borrego cimarrón, berrendo, rata canguro, perro de la pradera, correcaminos y camaleón.

Región neotropical

Esta región comprende las tierras bajas cálido-húmedas o subhúmedas, así como algunas partes altas de la sierra de Chiapas y la Sierra Madre del Sur. Abarca también todo el Caribe, Centro y Sudamérica. Entre sus principales ecosistemas están las selvas altas y medianas, selvas bajas o bosques y matorrales asociados; bosques de niebla o mésofilos; bosques templados y matorrales asociados del sur del país; ecosistemas costeros tropicales y vegetación sabanoide. Algunas especies características de esta región son jaguar, ocelote, coatí, tapir, mono araña, sarahuato, vampiro, tepezcuintle, armadillo, tlacuache o zarigüeya, chachalaca, tucán, iguana, garrobo y boa.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO ALAS DE ESPERANZA



La selva de Arabuko-Sokoke continúa amenazada por los ocupantes ilegales que desean desmontar los terrenos y establecer viviendas dentro de sus confines. Sin embargo, donde los agricultores recolectan sus mariposas, la selva padece mucho menos cacería furtiva, porque ahora aquéllos denuncian a los cazadores furtivos en vez de sumarse a ellos. Luego de varios años de vigilancia, el director del proyecto, Ian Gordon, no ve indicios de que las poblaciones de mariposas se estén reduciendo. Con el estómago lleno y dinero para adquirir algunos pequeños lujos, ahora la gente cuenta con los medios para apoyar la filosofía de uno de los ancianos de la aldea, quien afirma: "La selva está aquí, nosotros la encontramos aquí, y aquí debemos dejarla para la generación de nuestros hijos."

Piensa en esto Casi todos los promotores de la conservación coinciden en que "colocar cercas e imponer multas" no es la forma más adecuada de preservar un hábitat; los residentes de la localidad deben respaldar y participar activamente en su conservación. Elabora o investiga otros proyectos que se ajusten al modelo de uso sustentable de las selvas tropicales o de otros ecosistemas en peligro, como los arrecifes de coral.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

28.1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra?

La disponibilidad de luz solar, agua y temperaturas idóneas determina el clima de una región determinada. La luz solar mantiene la temperatura de la Tierra. Cantidades iguales de energía solar se distribuyen sobre una superficie más reducida en el ecuador que más al norte o al sur; por esta razón, el ecuador es relativamente caluroso, en tanto que las latitudes mayores, en general, registran temperaturas más bajas. La inclinación de la Tierra sobre su eje de rotación produce grandes variaciones estacionales en las latitudes septentrionales y meridionales.

La elevación del aire caliente y el descenso del aire frío de acuerdo con regímenes regulares de norte a sur generan zonas de poca y mucha humedad. La topografía de los continentes y las corrientes oceánicas modifican estos regímenes.

Web tutorial 29.1 Circulación tropical atmosférica y clima global

28.2 ¿Qué condiciones son necesarias para la vida?

Para que haya vida en la Tierra se necesitan nutrimentos, energía, agua líquida y una temperatura razonable. Las diferencias en cuanto a la forma y abundancia de los seres vivos en diversas partes del planeta son atribuibles en buena parte a diferencias en la influencia recíproca de estos cuatro factores.

28.3 ¿Cómo se distribuye la vida en la tierra?

En tierra, los factores limitantes fundamentales son la temperatura y el agua líquida. Las regiones grandes de los continentes cuyo clima es semejante tienen una vegetación similar, determinada por la interacción de la temperatura y la precipitación pluvial o la disponibilidad de agua. Estas regiones reciben el nombre de biomas.

Los biomas de selva tropical, situados cerca del ecuador, son calurosos y húmedos y en ellos predominan enormes árboles de hojas anchas y perennes. La mayor parte de los nutrimentos están vinculados a la vegetación y casi toda la vida animal es arbórea. Las selvas tropicales, donde habitan al menos el 50 por ciento de todas las especies, están siendo taladas rápidamente con fines agrícolas, pese a que el suelo es sumamente pobre.

La sabana africana es un extenso pastizal con pronunciadas estaciones secas y lluviosas. Es el hogar de las manadas de grandes mamíferos más variadas y extensas del planeta.

En su mayoría, los desiertos, que reciben menos de 250 mm de lluvia, están situados entre los 20 y los 30° de latitud norte y sur, y en las sombras orográficas de las cordilleras. En los desiertos las plantas están muy separadas unas de otras y tienen adaptaciones que les permiten conservar el agua. Los animales tienen mecanismos conductuales y fisiológicos que les ayudan a conservar el agua y a evitar el calor excesivo.

El chaparral existe en condiciones semejantes a las de los desiertos, aunque moderadas por su proximidad a un litoral, lo que permite que árboles pequeños y arbustos prosperen. Los pastizales, concentrados en el centro de los continentes, tienen una cubierta continua de pasto y, en buena parte, han sido convertidos en terrenos agrícolas.

Los bosques caducifolios de clima templado, cuyos árboles pierden sus hojas en invierno para conservar la humedad, predominan en la mitad oriental de Estados Unidos y también están presentes en Europa occidental y Asia oriental. En estos bosques hay más precipitación pluvial que en los pastizales. En la costa norte del Pacífico de Estados Unidos hay bosques de clima templado lluvioso, en los que predominan los árboles de hojas perennes. La taiga, o bosque septentrional de coníferas, cubre gran parte del norte de Estados Unidos, sur de Canadá y Eurasia septentrional. En ella predominan las coníferas, cuyas pequeñas agujas cerosas están adaptadas para conservar el agua y llevar a cabo la fotosíntesis durante todo el año.

La tundra es un desierto helado en el que el *permafrost* impide el crecimiento de árboles y donde los arbustos alcanzan poca altura. No obstante, en este frágil bioma, que se encuentra en las cumbres de las montañas y en el Ártico, proliferan gran variedad de animales y plantas perennes.

28.4 ¿Cómo se distribuye la vida en el medio acuático?

La energía y los nutrimentos son los principales factores limitantes de la distribución y abundancia de seres vivos en los ecosistemas acuáticos. Se encuentran nutrimentos en los sedimentos del fondo, los cuales han sido arrastrados desde los terrenos circundantes y concentrados cerca de la ribera y en aguas profundas.

En los lagos de agua dulce la zona litoral, cercana a la ribera, recibe energía solar y es rica en nutrimentos, por lo que sostiene una comunidad muy variada. La zona limnética es la región iluminada de las aguas abiertas donde se puede llevar a cabo la fotosíntesis. La zona profunda son las aguas situadas a mayor profundidad, donde la luz es insuficiente para efectuar la fotosíntesis y la comunidad está dominada por organismos heterótrofos. Los lagos oligotróficos son transparentes y pobres en nutrimentos y las comunidades que sostienen son escasas. Los lagos eutróficos son ricos en nutrimentos y brindan sustento a densas comunidades. Durante la sucesión a terreno seco, los lagos tienden a pasar de una condición oligotrófica a una eutrófica.

Las corrientes comienzan en una región fuente, a menudo en las montañas, donde el agua de lluvia y la nieve las alimenta. Por lo general, el agua que sirve de fuente es clara, con elevadas concentraciones de oxígeno y baja en nutrimentos. Las corrientes se unen a menores alturas, transportando sedimentos de la tierra y dando sostén a una comunidad más grande en esta región de transición, donde se forman los ríos. En su tránsito hacia los lagos o los océanos, los ríos entran en llanuras de aluvión relativamente planas donde depositan nutrimentos, toman una trayectoria sinuosa y se extienden sobre el terreno cuando la precipitación es abundante.

La mayor parte de la vida de los océanos habita en aguas poco profundas, donde la luz solar puede penetrar, y se concentra cerca de los continentes y en las zonas de surgencia, donde los nutrimentos son más abundantes. Las aguas costeras, que comprenden la zona intermareas y la zona costera cercana, contienen la mayor abundancia de vida. Los productores son plantas acuáticas fijas en el fondo y protistas fotosintetizadores que reciben el nombre colectivo de fitoplancton. Los arrecifes de coral existen sólo en los mares cálidos y poco profundos. Los arrecifes de carbonato de calcio constituyen un hábitat complejo que sostiene el ecosistema submarino más variado, el cual peligra por el limo, la pesca excesiva y el calentamiento global.

En el océano abierto la mayor cantidad de vida se encuentra en la zona fótica, donde la luz sostiene el fitoplancton. En la zona afótica, más profunda, los seres vivos se sostienen de los nutrimentos que caen de la zona fótica. Muchas especies oceánicas han sido sobreexplotadas.

El océano profundo es oscuro, y muchas de las especies que ahí habitan son bioluminiscentes y están adaptadas a la fuerte presión del agua. Los cadáveres de las ballenas proveen nutrimentos en abundancia que permiten una sucesión de comunidades únicas durante varias décadas. Unas comunidades de chimeneas especializadas, sostenidas por bacterias quimiosintéticas, prosperan a gran profundidad en las aguas sobrecalentadas que brotan donde las placas de la corteza terrestre se están separando.

TÉRMINOS CLAVE

arrecife de coral *pág. 591*
biodiversidad *pág. 576*
bioma *pág. 575*
bosque caducifolio de clima templado *pág. 583*
bosque de clima templado lluvioso *pág. 584*
bosque septentrional de coníferas *pág. 584*
bosque tropical caducifolio *pág. 578*
capa de ozono *pág. 574*
clima *pág. 570*
comunidad de la chimenea hidrotermal *pág. 594*
chaparral *pág. 581*
desierto *pág. 580*
El Niño *pág. 572*
estado del tiempo *pág. 570*
estuario *pág. 588*
fitoplancton *pág. 587*
giro *pág. 572*
La Niña *pág. 573*
lago eutrófico *pág. 587*
lago oligotrófico *pág. 587*
pastizal *pág. 582*
pelágica *pág. 593*
permafrost *pág. 586*
plancton *pág. 587*
pradera *pág. 582*
sabana *pág. 578*
selva tropical *pág. 575*
sombra orográfica *pág. 572*
surgencia *pág. 589*
taiga *pág. 584*
tundra *pág. 585*
zona afótica *pág. 589*
zona costera cercana *pág. 590*
zona fótica *pág. 589*
zona intermareas *pág. 589*
zona limnética *pág. 587*
zona litoral *pág. 586*
zona profunda *pág. 587*
zooplancton *pág. 587*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Explica cómo contribuyen las corrientes de aire a la formación del trópico y de los grandes desiertos.
2. ¿Qué nombre reciben las grandes corrientes oceánicas de forma aproximadamente circular? ¿Qué efecto tienen en el clima y dónde es más intenso ese efecto?
3. ¿Cuáles son los cuatro requisitos principales para la existencia de vida? ¿Cuáles son los dos que con mayor frecuencia son limitantes en los ecosistemas terrestres? ¿Y en los ecosistemas oceánicos?
4. Explica por qué al ascender por una montaña se observan biomas similares a los que encontraríamos al recorrer una gran distancia hacia el norte.
5. ¿Dónde se concentran los nutrimentos del bioma de selva tropical? ¿Por qué la vida de la selva tropical se concentra a gran altura sobre el suelo?
6. Explica dos efectos indeseables de la agricultura en el bioma de selva tropical.
7. Cita algunas de las adaptaciones de *a*) las plantas del desierto y *b*) los animales del desierto al calor y la sequía.
8. ¿Qué actividades humanas perjudican a los desiertos? ¿Qué es la desertificación?
9. ¿Cómo se han adaptado los árboles de la taiga a la falta de agua y a la brevedad de la temporada de crecimiento?
10. ¿En qué difieren los biomas de árboles caducifolios y de coníferas?
11. ¿Qué factor ambiental individual es el que mejor explica por qué hay praderas de pastos cortos en Colorado, praderas de pastos altos en Illinois y bosques caducifolios en Ohio?
12. ¿Dónde se encuentran las poblaciones más numerosas del mundo de grandes herbívoros y carnívoros?
13. ¿Dónde es más abundante la vida en los océanos y por qué?
14. ¿Por qué es tan grande la diversidad de la vida en los arrecifes de coral? ¿Qué influencias humanas constituyen una amenaza para ellos?
15. Explica la diferencia entre las zonas limnética, litoral y profunda de los lagos en términos de su ubicación y de las comunidades que sostienen.
16. Explica la diferencia entre los lagos oligotróficos y los eutróficos. Describe *a*) una situación hipotética natural y *b*) una situación hipotética creada por el hombre, en las que un lago oligotrófico podría transformarse en un lago eutrófico.
17. Compara las zonas fuente, de transición y llanura de aluvión de las corrientes y los ríos.
18. Explica la diferencia entre las zonas fótica y afótica. ¿Cómo obtienen nutrimentos los organismos de la zona fótica? ¿Cómo se obtienen nutrimentos en la zona afótica?
19. ¿Cuál es el productor primario insólito que constituye la base de las comunidades de las chimeneas hidrotermales?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. ¿En qué bioma terrestre se encuentra tu escuela o universidad? Comenta acerca de las semejanzas y diferencias entre tu localidad y la descripción general de ese bioma en el texto. En la ciudad o población donde está ubicado el plantel en el que estudias, ¿cómo ha modificado la actividad humana las interacciones de la comunidad?
2. Durante las décadas de 1960 y 1970, en muchas partes de Estados Unidos y Canadá se prohibió el uso de detergentes con fosfatos. Hasta entonces, casi todos los detergentes de lavandería, así como muchos jabones y champús tenían altas concentraciones de fosfatos. ¿Qué preocupación ambiental motivó el establecimiento de estas prohibiciones y cuál ha sido el ecosistema más beneficiado por las prohibiciones?
3. En los países en desarrollo, donde aún se fabrican CFC, es común la venta ilegal de estos productos, lo que reducirá la rapidez de recuperación de la capa de ozono. ¿Qué medidas sugerirías tanto a los países industrializados como a aquellos en vías de desarrollo para reducir el uso ilegal de CFC?
4. Se espera que el calentamiento global vuelva más cálidas muchas zonas del planeta, pero también se espera que cambien los regímenes de lluvia, los cuales se volverán menos predecibles. ¿Por qué es especialmente importante predecir los cambios en los regímenes pluviales en las zonas tropicales?
5. Los bosques más septentrionales son mucho más capaces de regenerarse después de una tala que las selvas tropicales. Intenta explicar a qué se debe esto.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Burroughs, D. "On the Wings of Hope". *International Wildlife*, julio-agosto de 2000. Las mariposas de Kenia están salvando a un bosque singular y a sus habitantes; este artículo es la base de nuestro estudio de caso.

Falkowski, P. G. "The Ocean's Invisible Forest". *Scientific American*, agosto de 2002. Describe la productividad del fitoplancton y su importancia en la captación de dióxido de carbono; en este reportaje también se especula acerca de las repercusiones del calentamiento global.

Milius, S. "Decades of Dinner". *Science News*, 7 de mayo de 2005. El cadáver de una ballena da sustento a una comunidad única y cambiante del lecho oceánico durante varias décadas.

Myers, A. "Will the Class of 2003 Save the Cod?" *Blue Planet*, invierno/primavera 2006. La población de bacalao de Nueva Inglaterra está en serios problemas. La esperanza reside en reducir la pesca, de manera que los ejemplares más jóvenes logren alcanzar la edad reproductiva.

Pauly, D. y Watson, R. "Counting the Last Fish". *Scientific American*, julio de 2003. Poblaciones de grandes peces depredadores se han visto diezmadas alrededor del mundo por la pesca excesiva y porque la captura no discrimina a los peces pequeños que están en niveles más bajos en la cadena alimentaria, por lo que también estas poblaciones están en peligro de extinción.

Pearce, F. "Forests Paying the Price for Biofuels". *New Scientist*, 22 de noviembre de 2005. Los combustibles biológicos no son "verdes" cuando las selvas tropicales son taladas y remplazadas por plantaciones de soya y palmeras para producir tales combustibles.

Raloff, J. "Clipping the Fin Trade". *Science News*, 12 de octubre de 2002. El reportaje documenta la pesca excesiva de tiburón, generalmente sólo para obtener sus aletas; también explica las dificultades que enfrentan las poblaciones de tiburones para recuperarse.

Schrope, M. "The Undiscovered Oceans". *New Scientist*, 12 de noviembre de 2005. Un mundo sin explorar de criaturas exóticas y diversas cubre buena parte de la Tierra.

Stolzenburg, W. "Understanding the Underdog". *Nature Conservancy*, otoño de 2004. Los perros de la pradera —diezmados por las actividades agrícolas y ganaderas, así como por el avance de la población humana sobre sus anteriores dominios— constituyen una especie clave de los pastizales en Estados Unidos.



Conservación de la biodiversidad de la tierra

Representación de un artista del pájaro carpintero de pico color marfil.

DE UN VISTAZO



ESTUDIO DE CASO DE REGRESO DE LA EXTINCIÓN

"CUANDO TE LEVANTAS por la mañana, nunca sabes si ese día habrá algún acontecimiento que haga estremecer a la Tierra y cambie tu vida para siempre", escribió Tim Gallagher, un ornitólogo de la Universidad de Cornell. Para Gallagher, una serie de sucesos que transforman la vida comenzó cuando leyó en Internet cierta información de un aficionado a las travesías en kayak, quien había visto un pájaro grande en un lejano afluente en Arkansas. La descripción coincidía con la de un pájaro carpintero con pico color marfil, un ave que casi todo mundo creía extinta. Sin embargo, Gallagher nunca había perdido la esperanza de que en algún lugar este pájaro carpintero hubiera podido sobrevivir. Desde finales de la década de 1980, cuando se observaron algunas de estas aves en Cuba, no había ningún informe confiable acerca de la existencia de este pájaro carpintero en cualquier otra parte del mundo.

Nunca han abundado los pájaros carpinteros de pico color marfil. Una parte fundamental de su dieta consiste en larvas de escarabajos grandes que obtienen excavando la madera de los árboles muertos recientemente, pero que todavía se encuentran de pie en los bosques madereros caducos. Estos bosques en algún tiempo cubrieron extensas regiones del sudeste de Estados Unidos, y los pájaros carpinteros se veían desde Carolina del Norte hasta los estados de Florida y Louisiana y el este de Texas. Pero durante el siglo pasado la tala eliminó la mayor parte de los hábitat en esos magníficos bosques, junto con el alimento más importante de los pájaros carpinteros de pico color marfil. La última vez que se vio a esta ave en Estados Unidos fue en 1944; era una hembra que se encontraba en los vestigios de un terreno desmontado de un viejo bosque en Louisiana. Éste era el único hábitat de ese tipo que quedaba en el sur, y era el hogar de la única población documentada de pájaros carpinteros de pico color marfil en Estados Unidos. El bosque fue talado a pesar de la oposición de la gente y de la oferta hecha al gobierno de Louisiana por la sociedad de Audubon para comprar el terreno. Durante los siguientes 60 años todavía había grandes esperanzas de que se suspendiera la tala. Entonces, en el año 2005, los ornitólogos y los amantes de las aves se asombraron y conmovieron cuando la revista *Science* publicó un artículo de John Fitzpatrick, Tim Gallagher y otros ornitólogos, en el que describían el redescubrimiento del pájaro carpintero de pico color marfil. Se había localizado varias veces a un pájaro carpintero macho en el Refugio Nacional del río Cache, en Arkansas.

Esta observación, calificada como "milagrosa", coronó 20 años de esfuerzos de la organización "The Nature Conservancy" para proteger y restaurar 485 kilómetros cuadrados de una región llamada Big Woods. Esta región de pantanos, ríos y bosques madereros está ubicada en las llanuras aluviales del río Mississippi. Desde que se observó esta ave, la organización The Nature Conservancy y el laboratorio de ornitología de la Universidad de Cornell lograron reunir varios millones de dólares para preservar unos 800 kilómetros cuadrados de bosques y ríos de esta región durante la siguiente década. El pájaro carpintero de pico color marfil ya se habría extinguido a no ser por los exitosos esfuerzos para conservar lo que quedaba de su hábitat original.

¿Se evitará la extinción de este pájaro carpintero de pico color marfil? ¿Existe todavía más de un ejemplar? ¿Los observadores aficionados de pájaros, ansiosos de ver alguna de estas aves, invadirán su último refugio y de forma inadvertida "amarán a este pájaro carpintero hasta su muerte"?

Los especialistas en conservación tratan de aplicar los principios de la biología, en particular de la ecología, la genética y la biología evolucionista, para mejorar el bienestar y mantener la diversidad de la vida sobre la Tierra. Los biólogos empeñados en la conservación de la naturaleza también trabajan estrechamente con políticos, abogados, geógrafos, economistas, historiadores y especialistas en ética, porque la preservación es necesariamente un asunto de interés social. La meta de la **biología de la conservación** es preservar la diversidad de los organismos vivos, tanto por el bien de éstos como por los beneficios que la diversidad biológica representa para la humanidad.

Servicios del ecosistema

Sustancias empleadas directamente	Servicios benéficos indirectos
• plantas y animales alimenticios • materiales de construcción • fibras y telas • combustible • plantas medicinales • reabastecimiento de oxígeno	• conservación de la fertilidad del suelo • polinización • dispersión de semillas • descomposición de desechos • regulación del clima local • control de inundaciones • control de la erosión • control de la contaminación • control de plagas • hábitat para la vida salvaje • almacén de genes

FIGURA 29-1 **Servicios del ecosistema**

29.1 ¿QUÉ ES LA BIODIVERSIDAD Y POR QUÉ DEBEMOS CUIDARLA?

La **biodiversidad** es simplemente la variedad de la vida: la asombrosa diversidad de los organismos vivos, sus genes, los ecosistemas de los cuales forman parte y las interacciones entre ellos. La biología de la conservación busca preservar la diversidad de las especies y la diversidad genética dentro de cada una de éstas, así como preservar todos los ecosistemas y las complejas interacciones de las comunidades dentro de ellos.

La biología de la conservación debe operar en el nivel de las especies, las poblaciones y la comunidad. Cada especie es única e irremplazable. Aunque las extinciones ocurren de forma natural a través del tiempo evolutivo, la biología de la conservación trata de evitar las extinciones causadas por las actividades humanas. Dentro de cada especie, la diversidad genética produce adaptaciones ligeramente diferentes entre los individuos, lo que permite a las especies prosperar en una gama de ambientes y evolucionar en respuesta a las condiciones cambiantes. Deben conservarse poblaciones razonablemente grandes para preservar la adecuada diversidad genética dentro de una especie (véase el capítulo 15). Finalmente, la intrincada red de las interacciones comunitarias es crucial para mantener el funcionamiento adecuado de los ecosistemas, los cuales, a la vez, sostienen la salud, el bienestar y, en última instancia, la supervivencia de los seres humanos.

Servicios de los ecosistemas: Usos prácticos para la biodiversidad

Muchos de nosotros trabajamos y vivimos en ciudades, nuestros alimentos vienen empacados o envasados y los adquirimos en el supermercado; a menudo transcurren semanas sin que veamos un ecosistema en su estado natural. ¿Por qué entonces debemos preocuparnos por conservar los ecosistemas y las comunidades que sostienen? Muchos dirán que vale la pena preservar los ecosistemas por el propio bien de éstos. Una razón inmediata más práctica es el interés propio; estos ecosistemas, tanto directa como indirectamente, nos sostienen (FIGURA 29-1).

En décadas recientes, los científicos, economistas y políticos han admitido que la naturaleza nos brinda beneficios gratuitos, pero que generalmente no los reconocemos. Estos **servicios de los ecosistemas** son los procesos a través de los cuales los ecosistemas naturales y sus comunidades vivas sostienen y satisfacen la vida humana. Los servicios de los ecosistemas incluyen purificar el aire y el agua, reponer el oxígeno, polinizar las plantas y dispersar sus semillas, ofrecer un hábitat adecuado para la vida silvestre, descomponer los desechos, controlar la erosión y las inundaciones, controlar las plagas y ofrecer medios recreativos. Estos servicios literalmente no tienen precio porque mantienen a la humanidad, pero como se nos ofrecen de forma gratuita y su valor económico es difícil de calcular, los servicios de los ecosistemas casi siempre son ignorados. Cuando los terrenos se destinan para la vivienda, por ejemplo, generalmente no hay incentivo para que los responsables de la obra preserven los ecosistemas y sus servicios, sino que, por el contrario, existe una considerable motivación económica para destruirlos. La gente casi nunca ha intentado sopesar los costos verdaderos en relación con los beneficios económicos de alterar el ambiente.

En 2005 se publicó el informe *Millennium Ecosystem Assessment* (*Evaluación del ecosistema del milenio*), el cual es el resultado de cuatro años de esfuerzo desplegado por más de 1300 científicos de 95 países para recabar la información más fidedigna acerca de los ecosistemas del mundo. El informe concluye que el 60 por ciento de todos los servicios de los ecosistemas de la Tierra se estaban degradando o estaban utilizándose de una manera no sustentable. Estos resultados subrayan la necesidad de preservar los ecosistemas naturales que todavía quedan en la Tierra y de trabajar para restaurar los que se han dañado.

La gente usa directamente algunos productos de los ecosistemas

Los ecosistemas sanos proveen directamente a los seres humanos una gran variedad de recursos. Casi cualquiera puede comprar peces y mariscos recién capturados, que sólo prosperan en los medios marinos sanos. La práctica de la cacería como deporte y para obtener alimento es importante para la economía de muchas regiones rurales. En África la mayoría de los animales salvajes son cazados para obtener alimento, y brindan una fuente importante de proteínas para las poblaciones en crecimiento, a menudo mal nutridas (véase la sección "Guardián de la Tierra: Problemas intrincados: Tala, pesca y cacería furtiva"). En muchos países en desarrollo, los residentes rurales dependen de la madera de los bosques de la localidad para hacer fuego y cocinar sus alimentos.



FIGURA 29-2 **Vainas de las semillas del anís estrella**

Las selvas tropicales suministran valiosas maderas como la teca, que se consume a nivel mundial. Los medicamentos tradicionales que consume el 80 por ciento de la población del mundo se obtienen principalmente de las plantas. Aproximadamente el 25 por ciento de los medicamentos que se venden con receta médica contienen ingredientes activos que se extraen, o que originalmente se extraían, de las plantas. El medicamento antiviral Tamiflu está compuesto por una sustancia química extraída de las vainas de las semillas del anís estrella chino (FIGURA 29-2). Los científicos que investigan el cáncer están muy entusiasmados con un compuesto aislado de una planta que crece en las selvas tropicales de Sudamérica (*Forsteronia refracta*) que inhibe el crecimiento de las células cancerígenas de las glándulas mamarias, pero no de las células normales cultivadas en el laboratorio.

Los servicios de los ecosistemas también benefician a la gente de manera indirecta

Los servicios indirectos que brindan los diversos ecosistemas sanos son de gran alcance y contribuyen de manera fundamental al bienestar humano, más que los productos cosechados directamente de la naturaleza. A continuación se describen unos cuantos ejemplos importantes.

Formación de suelos

Puede tomar cientos de años formar unos 2.5 centímetros de suelo. Los suelos ricos de los estados de la región central norte de Estados Unidos se acumularon bajo praderas naturales durante miles de años. Las labores de cultivo han convertido estos pastizales en una de las regiones agrícolas más productivas del mundo.

El suelo, con su diversidad de comunidades de organismos descomponedores y comedores de detritos (bacterias, hongos, lombrices y muchos insectos, entre otros), juega un papel fundamental en la desintegración de los desechos y en el reciclado de los nutrimentos. La gente depende de los suelos para la desintegración de los productos de desecho de la industria, de las aguas negras, de la agricultura y de los bosques. Así, el suelo desempeña algunas de las mismas funciones que una planta purificadora de agua. Las comunidades que habitan en el suelo también son cruciales para todos los ciclos de los nutrimentos. Por ejemplo, las bacterias que fijan el nitrógeno en el suelo convierten el nitrógeno atmosférico en una forma que pueden utilizar las plantas.

Control de la erosión y las inundaciones

Las plantas forman una barrera contra el viento que arrasa el suelo. Sus raíces estabilizan los suelos y aumentan su capacidad para retener el agua, lo que disminuye la erosión y las inundaciones. Las inundaciones masivas de 1993 a lo largo del río Missouri en Estados Unidos fueron el resultado, en parte, de la conversión de los bosques naturales, pantanos y pastizales de las riberas en tierras de cultivo. Esto incrementó considerablemente los escurrimientos y la erosión del suelo como resultado de las intensas lluvias (FIGURA 29-3a).

Los ecosistemas de las tierras húmedas (pantanos), además de su inmenso valor como hábitat para la vida animal, actúan como enormes esponjas que absorben el agua de las tormentas. También amortiguan el impacto de las olas que golpean la línea costera. La catastrófica inundación de Nueva Orleáns durante el huracán Katrina en agosto de 2005 fue un recordatorio desagradable del valor de las tierras húmedas costeras y de las consecuencias de su destrucción. En su estado natural, las aguas cargadas de limo del río Mississippi reabastecían los pantanos con sedimento y fortalecían una serie de islas adyacentes que servían como una barrera natural ante la fuerza de las tormentas. Ahora, como las aguas del Mississippi han sido degradadas, contenidas y desviadas, ya no sustentan estos ecosistemas naturales; el sur de Louisiana ha perdido 2600 kilómetros cuadrados de pantanos en los últimos 50 años. Los grandes diques (construidos a un costo enorme para remplazar los servicios del ecosistema que anteriormente se recibían de manera gratuita) sustituyen temporalmente la protección que brindaban los pantanos; entonces se presentó Katrina y rompió los diques causando inundaciones en el 80 por ciento de la ciudad (FIGURA 29-3b).

Regulación del clima

Al brindar sombra, reducir la temperatura y servir como rompevientos que disminuyen la evaporación, las comunidades de plantas tienen un efecto primordial sobre los climas locales. Los bosques influyen de manera importante en el ciclo del agua, al devolverla a la atmósfera por medio de la transpiración (o evaporación a través de las hojas). En las selvas tropicales del Amazonas, de un tercio a la mitad de la cantidad de lluvia consiste en agua transpirada por las hojas. La tala de



a)



b)

FIGURA 29-3 Pérdida de los servicios de control de inundaciones
a) La transformación de los ecosistemas naturales para la agricultura contribuyó a las inundaciones del río Missouri luego de las intensas lluvias de 1993. ***b)*** Nueva Orleáns después del huracán Katrina de 2005.

vastas zonas selváticas ocasiona que el clima local se vuelva más caliente y seco; esto dificulta que el ecosistema se regenere y daña también a otras selvas cercanas.

Los árboles también afectan el clima global, porque absorben el dióxido de carbono de la atmósfera y lo almacenan en sus troncos, raíces y ramas. El 20 por ciento del dióxido de carbono producido por las actividades humanas es resultado de la deforestación; a medida que los árboles se queman o descomponen, liberan CO_2, el cual contribuye al calentamiento global.

Recursos genéticos

Las plantas de cultivo, como el maíz, el trigo y los manzanos, tienen ancestros silvestres que los humanos han cultivado de manera selectiva durante siglos para producir alimentos. De acuerdo con la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, el 75 por ciento del alimento de la humanidad proviene tan sólo de 12 cultivos. Podría aprovecharse un mayor número de plantas silvestres como fuentes de alimento, ya que muchas son más nutritivas y se adaptan mejor a una variedad de condiciones de crecimiento. Los investigadores han identificado genes en las plantas silvestres que podrían ser transferidos a los cultivos para incrementar la productividad y brindar mayor resistencia a las enfermedades, las sequías y a la acumulación de sal en los terrenos irrigados. Por ejemplo, algunos parientes silvestres del trigo tienen una tolerancia considerable a la sal, y los investigadores están trabajando para transferir al trigo doméstico los genes que confieren a estas plantas silvestres la capacidad para vivir en agua salada. Los climas y suelos de muchos paises en desarrollo no son los adecuados para las plantas alimenticias que crecen con éxito en las naciones industrializadas. Puesto que los científicos apenas han empezado a explorar el tesoro genético que representa la biodiversidad, éste promete convertirse en un recurso cada vez más importante en el futuro, pero siempre y cuando se preserve.

Recreación

Mucha gente, quizá la mayoría, experimenta gran placer al "volver a la naturaleza". Cada año en Estados Unidos, cerca de 350 millones de personas visitan los terrenos públicos protegidos, como los parques nacionales y los santuarios de la vida silvestre. Las pequeñas poblaciones en Arkansas, cerca de la reserva Big Woods, esperan que su economía se revitalice con los ingresos provenientes de los turistas atraídos por el descubrimiento del pájaro carpintero de pico color marfil. En muchas áreas rurales, la economía local depende del dinero que gastan los visitantes que van a caminar, acampar, cazar, pescar o fotografiar la naturaleza.

El ecoturismo, que permite a la gente observar comunidades biológicas únicas, es una industria de rápido crecimiento a nivel mundial. Ejemplos de los destinos ecoturísticos incluyen los arrecifes de coral y las selvas tropicales, las islas Galápagos, la sabana africana y también la Antártida (FIGURA 29-4).

La economía ecológica reconoce el valor monetario de los servicios de los ecosistemas

La relativamente nueva disciplina llamada *economía ecológica* intenta asignar valores a los servicios de los ecosistemas y evaluar los cambios que ocurren cuando los ecosistemas naturales resultan dañados para abrir camino a las actividades humanas que generan dinero. Consideremos un proyecto que sugiere drenar los pantanos para irrigar los sembradíos. Si la pérdida de beneficios obtenidos de los pantanos (neutralización de contaminantes, control de las inundaciones, brindar un hábitat adecuado para la reproducción de peces, aves y muchos otros animales) se tomara en cuenta al decidir, la gente concluiría que los pantanos son más valiosos que los sembradíos. En la sección "Guardián de la Tierra: Restauración de los Everglades" se describe un proyecto masivo y costoso para anular la manipulación humana del ecosistema de pantanos más extenso de Estados Unidos.

Una forma de ponderar el valor económico de los servicios de un ecosistema es calcular el costo de los desastres que los ecosistemas naturales pudieron haber evitado o disminuido, si no se les hubiera alterado. Por ejemplo, la inundación de 1993 a lo largo del río Missouri (véase la figura 29-3a) ocasionó daños estimados en $12 mil millones, muchos de los cuales pudieron haberse evitado si se hubiera optado por un uso apropiado de los terrenos en décadas pasadas. Estas pérdidas resultaron mínimas en comparación con los $100 mil millones necesarios para restaurar Nueva Orleáns de los daños causados por las inundaciones que provocó el huracán Katrina, lo cual, con toda certeza, se habría reducido considerablemente si la gente no hubiera alterado la corriente del río Mississippi (véase la figura 29-3b).

Las utilidades que se obtienen por la destrucción de los ecosistemas van a dar a unos cuantos individuos, pero los costos repercuten en toda la sociedad; por esa razón, las entidades

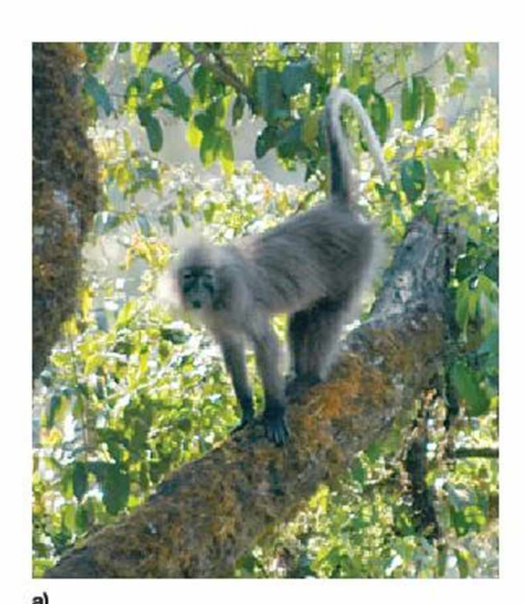

a)


b)


c)

FIGURA 29-4 Ecoturismo

El ecoturismo administrado cuidadosamente representa un uso sustentable de los ecosistemas naturales, al tiempo que genera ingresos sin dañar el ambiente. ***a)*** Investigación en un arrecife de coral en las islas Fidji. Se advierte a los visitantes que no toquen el coral para que éste no se dañe. ***b)*** Un "safari fotográfico" en África. ***c)*** El ecoturismo en la Antártida.


a)


b)

FIGURA 29-5 Grandes mamíferos descubiertos recientemente
a) El elusivo kipunji africano fue descubierto en la selva tropical africana que está desapareciendo rápidamente. ***b)*** El tímido delfín australiano de nariz respingona.

gubernamentales deben participar más en la planeación para que funcione la economía ecológica. El costo de las inundaciones catastróficas, que recae en los contribuyentes de un país, es un reflejo de nuestro fracaso en la comprensión del valor de los servicios de los ecosistemas y en la planeación del desarrollo de una forma sustentable. ¿Se aplicarán estas lecciones en la reconstrucción de Nueva Orleáns? Sólo el tiempo lo dirá.

Un excelente ejemplo de la planeación gubernamental para preservar los servicios de los ecosistemas proviene de la ciudad de Nueva York, la cual obtiene la mayor parte de su agua de las cercanas montañas Catskill. Los bosques, las praderas y los suelos purifican el agua y abastecen a la ciudad de Nueva York con casi la mitad de su agua potable, clasificada alguna vez como la más pura de la nación. En 1997, al percatarse de que el agua potable se estaba contaminando con las aguas negras y los escurrimientos agrícolas a medida que se iban urbanizando las montañas Catskill, los funcionarios de la ciudad calcularon que costaría de $6 mil a $8 mil millones construir una planta purificadora de agua, más unos $300 millones adicionales al año para mantenerla trabajando. Al reconocer que el mismo servicio lo brindan las montañas Catskill, sin costo alguno, los funcionarios decidieron invertir dinero para protegerlas. Entonces se estableció un fondo monetario considerable para apoyar los proyectos que ayudaran a disminuir los escurrimientos agrícolas y a mejorar los sistemas de eliminación de las aguas negras; también se compraron terrenos para detener la urbanización y mantener funcionando los ecosistemas y los servicios de purificación del agua que éstos ofrecen.

29.2 ¿ESTÁ DISMINUYENDO LA BIODIVERSIDAD DE LA TIERRA?

La extinción es un proceso natural, pero las tasas se han elevado de forma alarmante

Los científicos han planteado la hipótesis de que, en ausencia de cataclismos, las extinciones ocurren de manera natural a una tasa muy lenta, llamada *tasa de extinción de fondo.* En contraste, el registro fósil arroja evidencia de cinco **extinciones masivas** anteriores, durante las cuales muchas formas de vida se erradicaron en un tiempo relativamente corto. La más reciente tuvo lugar hace casi 65 millones de años y puso fin de manera abrupta a la era de los dinosaurios. Se desconocen las causas de las extinciones masivas, pero los cambios ambientales repentinos (como los causados por el impacto de un meteorito inmenso o por variaciones climáticas extremas) son las explicaciones más probables.

La mayoría de los biólogos piensan que las actividades humanas están causando ahora una sexta extinción masiva, que rivaliza con estos sucesos prehistóricos. La minoría piensa que las extinciones causadas por la gente no alterarán sustancialmente la diversidad general de la vida o la forma en que funciona la mayor parte de las comunidades. Algunos consideran con optimismo que se encontrarán las formas de preservar la mayor parte de la biodiversidad existente.

Puesto que nuestro conocimiento de la biodiversidad es limitado, es difícil medir con exactitud las tasas de extinción. Las extinciones de aves y mamíferos están bien documentadas, aunque éstas representan aproximadamente sólo el 0.1 por ciento del total de las especies a nivel mundial. Desde el siglo XVI, hemos perdido cerca del 2 por ciento de todas las especies de mamíferos y el 1.3 por ciento de las especies de aves. A las tasas de extinción de fondo, una especie de ave pudo haberse extinguido cada 400 años; pero en los últimos 400 años, cuando menos 132 especies de aves (y probablemente muchas más) han sido empujadas a la extinción, casi totalmente por las actividades humanas. La Unión Mundial para la Conservación (World Conservation Union, IUCN)* recientemente estimó que la tasa de extinción actual es de 100 a 1000 veces la de la tasa de extinción de fondo calculada en ausencia de gente. Aunque incluso la cifra más conservadora es alarmante, la tasa subraya la incertidumbre de tales estimaciones. Puesto que los científicos han identificado solamente una fracción de la biodiversidad total de la Tierra, con toda segu-

*La Unión Mundial para la Conservación, a menudo referida como Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, IUCN), es la red más extensa del mundo dedicada a la conservación. Incluye 111 dependencias gubernamentales, más de 800 organizaciones no gubernamentales dedicadas a labores de preservación y aproximadamente 10,000 científicos y otros expertos de 181 países diferentes.

GUARDIÁN DE LA TIERRA Restauración de los Everglades

En 1948 el Congreso de Estados Unidos autorizó el Proyecto para el centro y sur de Florida que proponía construir una serie de canales, diques y otras estructuras con el fin de controlar las inundaciones, irrigar las granjas y suministrar agua potable a nuevos desarrollos urbanísticos de Florida en las extensas tierras pantanosas que predominan en el sur y centro de ese estado. El proyecto también transformaría al sinuoso río Kissimmee, en sus 165 kilómetros, en un canal recto de 90 kilómetros de longitud, eliminando la mayor parte de los pantanos adyacentes (FIGURA E29-1). Conforme fueron disminuyendo los Everglades y otras tierras pantanosas en el sur de Florida, fue extinguiéndose también la vida silvestre que dependía de ellas. Las funciones naturales de purificación de las aguas de las tierras pantanosas también se perdieron, y se presentó el problema de la contaminación a medida que surgían nuevas granjas y ciudades. Disminuyeron las plantas, las aves, los peces y otras especies nativas, y al mismo tiempo florecieron especies invasoras. Durante los 50 años siguientes, la gente comprendió el error tan grave que se había cometido. La inmensa diversidad de especies y la riqueza de las interacciones de la comunidad, que había hecho de los Everglades un ecosistema único, se perdieron rápidamente.

Con la mitad del área original de los Everglades convertida en terrenos agrícolas, casas y otras formas de desarrollo económico, los gobiernos de Florida y Estados Unidos aplicaron el Plan para la restauración total de los Everglades, el cual fue aprobado en el año 2000. Este plan de 30 años tiene como objetivo restaurar 46,600 kilómetros cuadrados de pantanos a un costo estimado de $7,800 millones. El plan, que intenta realizar una de las más profundas restauraciones ecológicas en la histo-



a) Río Kissimmee antes de la construcción de canales

b) El mismo río una vez canalizado

FIGURA E29-1 Río Kissimmee de Florida

ridad hemos perdido muchas especies no descritas. Por ejemplo, una nueva especie de delfín, el australiano de nariz respingona, y un nuevo género de mono, el kipunji africano, fueron descubiertos en 2005 (FIGURA 29-5). Sólo quedan aproximadamente 1000 individuos de cada especie, y ambas están amenazadas por las actividades humanas, así que fácilmente podrían haberse extinguido antes de ser descubiertas, como sin duda ha sucedido con muchas otras especies.

Cada vez es mayor el número de especies amenazadas por la extinción

La IUCN ha elaborado una "lista roja" que clasifica las especies en peligro de extinción, las cuales pueden describirse como en **peligro crítico de extinción**, **en extinción** o **vulnerables**, dependiendo de la probabilidad que tienen de extinguirse en un futuro cercano. El pájaro carpintero de pico color marfil, por ejemplo, está en peligro crítico de extinción. Las especies que pertenecen a cualquiera de estas tres categorías antes citadas se consideran **amenazadas**. En 2004 la lista roja incluía

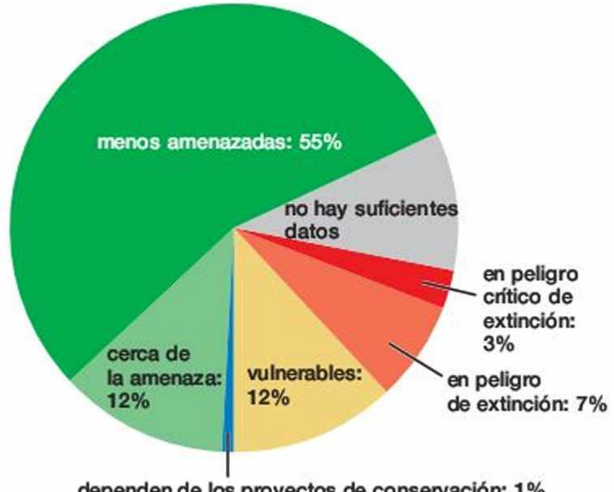


FIGURA 29-6 Clasificación de los mamíferos que hace la IUCN De las 4776 especies de mamíferos conocidas de la Tierra, aproximadamente el 23 por ciento enfrenta amenaza; un adicional 12 por ciento está "cerca de la amenaza," lo que significa que tales especies están muy cerca de ser clasificadas como "vulnerables". La categoría de "menos amenazadas" (no están amenazadas ni cerca de la amenaza) se aplica a poco más de la mitad de los mamíferos del mundo.

ria, eliminará 385 kilómetros de canales y diques, restablecerá el cauce natural del río, restaurará los pantanos y reciclará aguas negras (FIGURA E29-2).

Como resultado de estas medidas de restauración, ahora Florida ha recuperado más de 166 kilómetros cuadrados de pantanos, algunos de los cuales se utilizan como áreas gigantescas para el tratamiento de aguas. Con el tiempo, se recuperarán 75 kilómetros del río Kissimmee. Las poblaciones de aves ya empiezan a abundar a lo largo de las partes restauradas y la calidad del agua ha mejorado.

Este programa de 30 años con un costo de $8 mil millones para enmendar la destrucción humana del ecosistema nos da evidencia de que ya estamos percatándonos de los valores económicos e intrínsecos de las comunidades naturales.



FIGURA E29-2 Restauración de los Everglades
a) Las aves, como esta garza nevada, vuelven a abundar en los segmentos restaurados del río Kissimmee. **b)** Área de Florida que comprende el Plan para la restauración total de los Everglades.

15,589 especies amenazadas, lo que representaba el 12 por ciento de todas las aves, el 23 por ciento de los mamíferos (FIGURA 29-6), el 32 por ciento de los anfibios y el 42 por ciento de las tortugas. Tan sólo en Estados Unidos hay 1272 especies en peligro de extinción. Muchos científicos temen que en la actualidad un gran número de especies en peligro ya estén en vías de extinción. ¿Por qué está sucediendo esto?

29.3 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES AMENAZAS CONTRA LA BIODIVERSIDAD?

Dos factores principales interrelacionados subyacen en la disminución de la biodiversidad a nivel mundial: **1.** el gran incremento de la proporción de los recursos de la Tierra que se emplean para sustentar la vida humana y sus estilos de vida y **2.** el efecto directo de las actividades humanas, como la destrucción de los hábitat y la contaminación, sobre el resto de la vida en la Tierra.

La humanidad está acabando con el "capital ecológico" de la Tierra

La **huella ecológica** del ser humano (véase el capítulo 25) es una estimación del área de la superficie terrestre requerida para producir los recursos que usamos y para absorber los desechos que generamos, expresado en acres de productividad promedio. Un concepto complementario, la **biocapacidad**, estima los recursos sustentables y la capacidad realmente disponible para absorber los desechos en la Tierra. Aunque están relacionados con el concepto de *capacidad de carga* explicado en el capítulo 25, tanto los cálculos de la huella ecológica como la biocapacidad están sujetos a cambios a medida que las nuevas tecnologías influyen en la forma en que la gente utiliza los recursos. A pesar de que los datos están incompletos, los científicos utilizan las mejores estimaciones disponibles, basadas principalmente en los datos estadísticos de las organizaciones internacionales como las Naciones Unidas. Se pretende que los cálculos sean conservadores evitando sobrestimar las repercusiones de las actividades humanas, y no se toma en consideración ningún terreno apartado destinado a proteger la biodiversidad.

¿Cómo se compara la huella de la humanidad con la biocapacidad de la Tierra? En 2002 la biocapacidad disponible por cada 6200 millones de personas de la Tierra era de 4.5 acres (18,211 metros cuadrados), pero la huella humana promedio era de 5.4 acres (21,853 metros cuadrados). En el caso

GUARDIÁN DE LA TIERRA Problemas intrincados: Tala, pesca y cacería furtiva

El comercio de la carne producto de la cacería en África es un ejemplo primordial de cómo las amenazas a la biodiversidad interactúan y se amplifican. Históricamente, los campesinos africanos han complementado su dieta cazando una variedad de animales que, en conjunto, se conocen como carne de animales salvajes (o *bushmeat*). La cacería tradicional que realizan para subsistir las tribus pequeñas, utilizando armas rudimentarias, no constituye una amenaza seria para los animales. Pero actualmente, como los caminos que se abren para la tala de árboles penetran hasta el interior de las selvas tropicales, los cazadores utilizan escopetas y trampas para matar a cualquier animal que sea lo bastante grande como para comerlo. Las comunidades que se asientan a lo largo de los caminos abiertos por la tala desarrollan una cultura de cazar para vender y llegan a depender de esta nueva y fructífera industria. Los camiones madereros a veces se utilizan para transportar la carne a los mercados urbanos. La Sociedad Mundial para la Conservación estima que la cacería furtiva en África ecuatorial produce más de un millón de toneladas de carne al año. Como muchos de los animales cazados desempeñan un papel importante en la dispersión de las semillas de los árboles, la pérdida de estos animales reduce la capacidad de las selvas taladas para regenerarse.

Pero también la pesca excesiva con fines comerciales en la costa occidental africana constituye una amenaza a la vida salvaje de esa región. Un estudio realizado en 2004 en Ghana documentó un nexo significativo entre la disminución de la captura de peces, el aumento de la captura ilícita en las reservas naturales de Ghana y un incremento en las ventas de carne producto de la cacería furtiva en las aldeas asentadas en las costas. Esto sugiere que la carne de la cacería furtiva ahora está sustituyendo a las proteínas que tradicionalmente se obtenían a partir del consumo de pescado.

Como a los cazadores furtivos no les importa el sexo, la edad, el tamaño o la escasez de los animales, muchas especies amenazadas están disminuyendo rápidamente. Por ejemplo, a pesar de las estimaciones de que sólo entre 2000 y 3000 hipopótamos pigmeos en peligro de extinción viven en estado salvaje, la carne de estos animales se encuentra en los mercados de esas regiones. La carne de elefantes africanos y rinocerontes también se puede encontrar a la venta en los mercados.

Las ganancias que se obtienen a partir de la cacería han ayudado a superar los tabúes tradicionales africanos de no comer la carne de los primates. Aunque una tercera parte de todos los primates (monos, simios, lémures y otros) están en peligro de extinción, en algunos de los mercados que venden carne producto de la cacería furtiva, el 15 por ciento proviene de primates. En Camerún, África, los gorilas en peligro de extinción son el blanco favorito de los cazadores furtivos por su gran tamaño. Aun los amenazados chimpancés y bonobos, nuestros parientes más cercanos, terminan su vida en una olla de cocinar (**FIGURA E29-3**). Las repercusiones que tiene la cacería de primates son difíciles de evaluar porque muchos son tasajeados de inmediato en el sitio donde los matan, y se los comen o los venden en cortes que no permiten identificar a qué animal pertenecen. Los expertos consideran que la cacería furtiva es ahora una amenaza aún mayor que la pérdida de hábitat para los grandes simios africanos; además, la combinación de las amenazas de la cacería furtiva y la pérdida de los hábitat hace que en las regiones salvajes exista una verdadera posibilidad de que se puedan extinguir estas especies tan magníficas e inteligentes.

Al reconocer las amenazas a la vida salvaje, varios países del África central están trabajando para reducir la tala ilegal, así como la cacería furtiva de los animales salvajes. Estos países han establecido un conjunto de áreas protegidas en las selvas tropicales africanas de la cuenca del río Congo. Aunque las enormes compañías madereras continúan establecidas a lo largo de los límites de estas reservas, protegerlas es un paso crucial hacia la preservación de parte de la rica herencia natural de África.



FIGURA E29-3 Cacería furtiva
Los primates están amenazados por los cazadores furtivos que emplean rifles muy potentes.

de los residentes en Estados Unidos, el promedio es de 24 acres (97,125 metros cuadrados). Este hallazgo sugiere que la humanidad ha excedido la capacidad de la Tierra para sostenerla, sobre una base continua, en más del 20 por ciento (**FIGURA 29-7**). Desde entonces, la población humana ha crecido en más de 250 millones, mientras que la biocapacidad total de la Tierra permanece constante. Es posible manejar tal "déficit ecológico" sólo sobre una base temporal. Imagina que tienes una cuenta bancaria que debe mantenerte por el resto de tu vida. Si conservas el capital y vives solamente de los intereses, la cuenta te mantendrá indefinidamente. Pero si retiras el capital para llevar una vida extravagante o tienes más familia, pronto te quedarás sin dinero. Al degradar los ecosistemas de la Tierra, la humanidad está retirando todo el "capital ecológico" de la Tierra. A medida que crecen las poblaciones y los países menos desarrollados como India y China (cada uno con una población de más de mil millones) elevan su nivel de vida, los recursos de la Tierra resultan muy afectados.

Tal como se explicará en los siguientes apartados, las actividades humanas están dañando la capacidad de los ecosistemas de todo el mundo para poder continuar sosteniendo la vida humana y otras formas de existencia.

Las actividades humanas amenazan la biodiversidad en varias formas importantes

La destrucción de los hábitat, la sobreexplotación, las nocivas interacciones con especies invasoras, la contaminación y el calentamiento global constituyen las más grandes amenazas para las poblaciones naturales. Las especies en peligro generalmente se enfrentan a múltiples amenazas en forma simul-

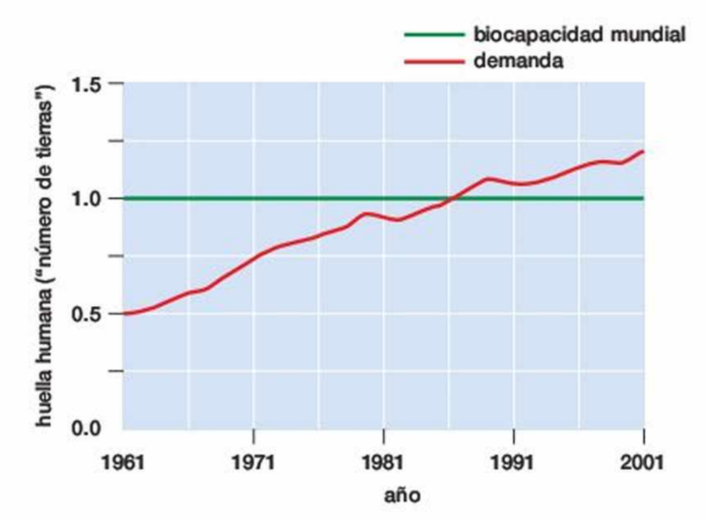


FIGURA 29-7 La demanda humana se excede de la biocapacidad estimada de la Tierra
La proporción estimada de la demanda frente a la biocapacidad de 1961 a 2002 se fijó en 1. La huella ecológica de la humanidad se ha incrementado de manera sostenida durante los últimos 40 años. De acuerdo con estas estimaciones, en 1961 estábamos usando cerca de la mitad de la biocapacidad de la Tierra. Ahora se necesitarían más de 1.2 Tierras para brindar sostén a todos, con los porcentajes actuales de consumo, de una manera sustentable (Modificado de "Humanity's Footprint 1961-2002", Global Footprint Network).

tánea, como se destaca en la sección "Guardián de la Tierra: Problemas intrincados: Tala, pesca y cacería furtiva". Por ejemplo, la pronunciada disminución de las poblaciones de ranas en todo el mundo es el resultado de una combinación de factores como destrucción de hábitat, especies invasoras, contaminación e infecciones provocadas por hongos que muchos expertos consideran vinculadas con el calentamiento global (véase "Guardián de la Tierra: Ranas en peligro" en el capítulo 24). Los arrecifes de coral, que dan abrigo a cerca de una tercera parte de las especies de peces marinos, sufren de una combinación de sobreexplotación, contaminación (incluido el limo que se erosiona de la tierra cercana que ha sido desmontada) y el calentamiento global.

La destrucción del hábitat es la amenaza más grave para la biodiversidad

Desde que la gente empezó a cultivar la tierra, hace unos 11,000 años, nuestro planeta ha perdido aproximadamente la mitad de sus bosques. Pero lo más alarmante es que casi la mitad de todas las selvas tropicales han sido taladas en tan sólo los últimos 50 años. Además de ofrecer madera para su exportación, la tierra de las selvas tropicales se está convirtiendo en vastas extensiones de terrenos agrícolas para abastecer la demanda mundial de carne, café, soya, aceite de palma, caña de azúcar y otros cultivos (**FIGURA 29-8a, b**).

La IUCN ha identificado la destrucción del hábitat como la amenaza principal para la biodiversidad en el mundo, porque los ríos han sido confinados a presas, los pantanos se han desecado, y los pastizales y bosques se han convertido en terrenos para sembrar y para construir carreteras, viviendas e industrias. La pérdida de los hábitat ha puesto en peligro de extinción a más del 85 por ciento de todos los mamíferos, aves y anfibios. Los reptiles, como las tortugas, también se ven amenazados. En Florida los diques construidos para proteger las costas contribuyen a erosionar las playas e impiden que las tortugas lleguen a tierra en busca de un lugar para desovar. En la sección "Guardián de la Tierra: En defensa de las tortugas marinas" te enterarás acerca del programa exitoso e innovador para salvar las tortugas de Sudamérica.

Una amenaza grave para la vida salvaje es la **fragmentación del hábitat**, en la cual los ecosistemas naturales se dividen en


a)


b)

FIGURA 29-8 Destrucción del hábitat
La pérdida del hábitat como resultado de las actividades humanas es la mayor de las amenazas individuales para la biodiversidad en todo el mundo. ***a)*** Tala de árboles en la selva tropical. ***b)*** Esta imagen de plantaciones de soya creadas dentro de la selva tropical en Bolivia fue fotografiada por astronautas desde la Estación Espacial Internacional en 2001.



FIGURA 29-9 Fragmentación del hábitat
Los campos aíslan las manchas boscosas en Paraguay.

pequeños lotes rodeados por regiones destinadas a las actividades humanas (**FIGURA 29-9**). Algunas especies de aves canoras en Estados Unidos, como el pájaro hornero y el mosquero verdoso, pueden necesitar hasta 2.4 kilómetros cuadrados de bosque continuo para encontrar alimento, una pareja y sitios adecuados para la anidación. El pájaro carpintero de pico color marfil requiere aun una mayor extensión de bosque. Los grandes felinos también se encuentran amenazados por la fragmentación del hábitat. Los jaguares que habitan en las montañas cerca de Los Ángeles y las panteras de Florida con frecuencia mueren atropellados cuando tratan de cruzar alguna de las carreteras que dividen sus hábitat. En la década de 1970, India estableció una serie de reservas forestales con el objetivo de proteger al amenazado tigre de Bengala. Las reservas, originalmente conectadas por medio de bosques, ahora se han convertido en islas en un mar de urbanizaciones, lo que ha forzado a los 5000 tigres que aún sobreviven a confinarse en 160 manchas boscosas aisladas.

La fragmentación de los hábitat puede dar como resultado la formación de poblaciones demasiado pequeñas para sobrevivir. Para que sea funcional, una reservación debe sostener una **población mínima viable** (PMV). Ésta es la población aislada más pequeña que puede persistir a pesar de los sucesos naturales, que incluyen la endogamia, las enfermedades, los incendios y las inundaciones. La PMV para cualquier especie se ve influida por muchos factores, como la calidad del entorno, el tiempo de vida de la especie, su fertilidad y cuántas crías llegan a la edad adulta. Algunos expertos en la vida salvaje piensan que una población mínima viable de los tigres de Bengala debe incluir por lo menos 50 hembras, más de las que se encuentran en muchas reservas de tigres en India.

La sobreexplotación amenaza a muchas especies

La **sobreexplotación** se refiere a la caza o la recolección de poblaciones naturales en cantidades que exceden su capacidad de retornar a su nivel inicial. La sobreexplotación se ha incrementado conforme la creciente demanda se conjunta con los adelantos tecnológicos que mejoran nuestra eficiencia para cazar animales salvajes y recolectar plantas. La IUCN estima que la sobreexplotación repercute en casi el 30 por ciento de las aves y los mamíferos amenazados por la extinción.

La pesca excesiva es la mayor amenaza para la vida marina, porque causa una drástica disminución de muchas especies, incluidos el bacalao, el tiburón, la perca roja y el pez espada. La población del atún de aleta azul del Atlántico occidental, un pez de sabor delicioso que alcanza un precio elevado en Japón, ha descendido casi en un 97 por ciento desde 1960. Enormes redes de pesca atrapan intencionalmente grandes cantidades de peces con valor comercial, pero cada año atrapan por accidente cientos de miles de mamíferos marinos, incluidas ballenas, marsopas y delfines, y en particular han puesto en peligro de extinción a 10 especies de delfines. La mayor parte de las especies de tortugas marinas están en peligro debido a la captura excesiva de los ejemplares adultos y de los huevos que se venden como alimento (**FIGURA 29-10**).

En las poblaciones de crecimiento rápido de los países en desarrollo ha aumentado la demanda de productos animales, ya que la pobreza y el hambre impulsan a la gente a atrapar o recolectar todo lo que se pueda vender o comer, ya sea legal o ilegalmente, sin importar si se trata de especies en peligro. Callum Ranking del Fondo Mundial para la Vida Silvestre, explica lo siguiente: "Es extremadamente difícil lograr que la gente viva de manera sustentable. A menudo sólo se preocupa por tratar de sobrevivir". Para complicar más los problemas, los consumidores ricos incrementan la demanda de animales en peligro de extinción pagando precios elevados por productos ilegales como el marfil de los colmillos de elefante, los cuernos de rinoceronte y las aves exóticas de las selvas tropicales. La demanda de madera en los países desarrollados fomenta la tala inmoderada de árboles de los bosques y de las selvas tropicales; de hecho, menos del 1 por ciento de la madera de la selva es talada de manera sustentable.

Las especies invasoras desplazan a la vida salvaje y desorganizan las interacciones de las comunidades

Los seres humanos han transportado a una multitud de especies alrededor del mundo, ganado al Continente Americano y secuoyas a Inglaterra, por ejemplo. En muchos casos, las especies introducidas a un lugar no provocan mayores daños. Sin embargo, en ocasiones las especies no nativas se convierten en *invasoras*: aumentan en número a expensas de las especies



FIGURA 29-10 Sobreexplotación
Huevos de tortuga verde recogidos de manera ilegal se venden en un mercado de Borneo.

Las tortugas más grandes de la Tierra están en problemas, porque seis de las siete especies de tortugas marinas están amenazadas o en peligro crítico de extinción. Las tortugas marinas no comienzan a procrear sino hasta que tienen entre 30 y 50 años de edad. Entonces deben que nadar casi 2900 kilómetros para llegar a los terrenos de desove, probablemente las mismas playas donde fueron incubadas. Arrastrándose hasta la playa, las hembras excavan un agujero en la arena, depositan sus huevos y regresan al mar (**FIGURA E29-4a**). Las crías salen del nido después de dos meses e inician su penoso viaje hacia la adultez. Las aves marinas y los cangrejos las atacan cuando emprenden su corta travesía hacia el océano (**FIGURA E29-4b**). Una vez en el agua, las tortugas son un apetitoso blanco para la gran variedad de peces. Aunque relativamente pocas alcanzan la edad de procrear, en condiciones naturales sobrevivirían las suficientes como para conservar la población de tortugas. Por desgracia, las playas donde desovan las tortugas atraen a recolectores furtivos que localizan a las hembras que están desovando y entonces los huevos son presa fácil. La carne y los huevos de tortuga son un manjar para mucha gente, con sus caparazones se pueden hacer hermosas piezas de joyería, y con su piel se confeccionan elegantes prendas. También se capturan las tortugas adultas, tanto deliberada como accidentalmente, con anzuelos y redes. A los turistas les atrae ir a las playas donde desovan las tortugas, pero esto asusta a las hembras en fase de procreación. Como las hembras requieren de un tipo específico de arena para desovar, aumentar el espacio y la cantidad de arena de playa para los turistas (como se hace frecuentemente en Florida) evita que las tortugas desoven. Las luces intensas de los desarrollos turísticos cerca de las playas desorientan a las tortugas cuando intentan regresar al mar.

Desde 1980, la organización TAMAR, orientada a la conservación de las tortugas, ha reducido estas amenazas para las cinco especies de tortugas marinas que desovan a lo largo de las costas de Brasil, y ha llegado a ser un modelo de conservación integral en todo el mundo (**FIGURA E29-4c**). Los fundadores de TAMAR se percataron de que los pescadores y lugareños deberían participar en este esfuerzo o, de lo contrario, el proyecto fracasaría. Ahora, la mayoría de sus empleados son pescadores. Antes mataban a las tortugas marinas, pero ahora liberan a las que atrapan en sus redes y patrullan las playas durante la temporada de desove. Los biólogos de TAMAR colocan identificaciones a las hembras y así pueden seguir el rastro de sus travesías. Los pescadores mantienen a raya a los furtivos cazadores de tortugas (ahora escasos), identifican los nidos que están en sitios riesgosos y reubican los huevos en playas más seguras o en criaderos cercanos, en los cuales se lleva un conteo de las crías; cada año, TAMAR ayuda a cerca de 350,000 crías para que lleguen con seguridad al mar.

TAMAR ha tenido éxito porque, en vez de simplemente prohibir la cacería de tortugas, los organizadores del proyecto han incluido a las comunidades locales en calidad de socios para protegerlas. El dinero fluye hacia las economías locales porque los ecoturistas acuden en masa a ver a las tortuguitas, visitan los museos marinos, compran recuerdos hechos por los residentes de la localidad y aprenden acerca de este programa. TAMAR patrocina jardines de la comunidad, centros de cuidado diurno y actividades educativas para el cuidado del ambiente. La organización ha creado también islas flotantes artificiales que atraen peces para los pescadores, de manera que no sientan la necesidad de matar tortugas marinas. Al admitir que los beneficios económicos derivados de la preservación de las tortugas son bastante superiores a la suma de dinero que puede obtenerse si se les caza, los residentes locales participan de buen grado en la conservación de las tortugas. El éxito de TAMAR no solamente subraya la necesidad de contar con el respaldo comunitario para el uso sustentable de cualquier recurso natural, sino que destaca el éxito de la integración de los esfuerzos.







FIGURA E29-4 Tortugas marinas en peligro
a) Una tortuga verde hembra cava la arena con sus poderosas aletas para hacer una cavidad donde enterrará aproximadamente 100 huevos. ***b)*** Después de incubar en la arena durante casi dos meses, las crías rompen el cascarón y salen del huevo. Aquí una cría se dirige al mar, donde (si llega a sobrevivir) pasará de 25 a 50 años antes de alcanzar la madurez sexual. ***c)*** Las 22 estaciones de TAMAR (destacadas en azul) ayudan a las tortugas a lo largo de toda la costa de Brasil.

nativas, con las que compiten directamente por alimento, hábitat o por las presas (véase el capítulo 26). Con frecuencia, las especies introducidas hacen más vulnerables a la extinción a las especies nativas por otras causas, como las enfermedades o la destrucción del hábitat. Aproximadamente 7000 especies invasoras se han establecido en Estados Unidos, y casi la mitad de las especies amenazadas sufren a causa de la competencia o la depredación por parte de las especies invasoras.

Las especies que habitan en islas son particularmente vulnerables. Las poblaciones isleñas son pequeñas, muchas especies son únicas y no tienen otro lugar a donde ir si las condiciones cambian. Por ejemplo, el 99 por ciento de las 414 plantas de Hawai en riesgo y el 98 por ciento de sus 42 poblaciones de especies de aves amenazadas están en peligro de extinción a causa de las especies invasoras. Las mangostas (FIGURA 29-11a) fueron importadas deliberadamente en el siglo XIX para controlar las ratas que fueron introducidas por mero accidente. Ahora, tanto las mangostas como las ratas constituyen amenazas principales para las aves nativas de Hawai que anidan en el suelo. Los cerdos salvajes y las cabras, liberados por los colonizadores de Polinesia para obtener alimento, han diezmado las plantas nativas de Hawai. En la isla de Guam las serpientes invasoras de color café, que habitan en los árboles, han eliminado la mayor parte de las especies de las aves nativas, y algunas de ellas ya han desaparecido.

Los lagos son también especialmente vulnerables. Los Grandes Lagos del norte de Estados Unidos ahora albergan cuando menos a 87 especies invasoras, incluido el mejillón cebra y la anguila lamprea. El lago Victoria en África, uno de los lagos más grandes del mundo, es el hogar de al menos 300 especies diferentes de peces cíclidos. La enorme perca del Nilo (FIGURA 29-11b), introducida en el lago Victoria en la década de 1950 como alimento para el ser humano, amenaza con extinguir aproximadamente a 200 especies.

La contaminación es una amenaza de múltiples facetas para la biodiversidad

La contaminación tiene muchas formas. Los contaminantes incluyen las sustancias químicas sintéticas como los plastificantes, retardadores del fuego y pesticidas que van a dar al aire, suelo y agua, y luego se acumulan hasta alcanzar niveles tóxicos en los tejidos animales. Algunos de estos tóxicos son perturbadores endocrinos, los cuales interfieren con el desarrollo normal o con la reproducción. Las amenazas graves resultan también de las sustancias naturales que se liberan en grandes cantidades en forma no natural. Algunas —como el mercurio, plomo y arsénico liberados por los trabajos de minería y de fabricación— resultan directamente tóxicas, tanto para el hombre como para la vida silvestre. Los nutrimentos en cantidades excesivas también llegan a ser contaminantes. Por ejemplo, la quema de combustibles fósiles libera óxidos de nitrógeno y de azufre, que alteran los ciclos biogeoquímicos naturales de los nutrimentos para las plantas, lo que origina la lluvia ácida que amenaza bosques y lagos (véase el capítulo 27).

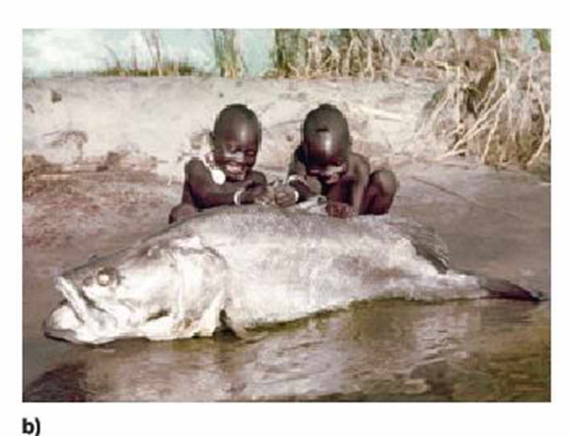
El calentamiento global es una nueva amenaza para la biodiversidad

La quema de combustibles fósiles, aunada a la deforestación, ha incrementado de manera sustancial los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera. Tal como predijeron los expertos en climatología, este aumento se ha visto acompañado de un incremento general de las temperaturas globales. En respuesta al calentamiento global, las especies están cambiando sus hábitat más hacia los polos, las plantas y los animales están iniciando sus actividades primaverales más pronto de lo normal en el año, mientras que los glaciares y los casquetes de hielo se están derritiendo (véase el capítulo 27). Algunos meteorólogos sostienen la hipótesis de que el calentamiento global está ocasionando también cambios extremos en el estado del tiempo, como ondas cálidas, sequías, inundaciones, huracanes y tormentas de mayor intensidad.

El ritmo tan acelerado de los cambios climáticos causados por el hombre es un desafío a la capacidad de las especies para adaptarse a través de la selección natural. Recientemente, el biólogo experto en conservación de especies, Chris Thomas, quien trabaja a nivel mundial con otros 18 científicos en 6 regiones ricas en biodiversidad, llegó a la conclusión de que el calentamiento global es actualmente una amenaza tan grave para la biodiversidad como la destrucción directa de los hábitat. Thomas y sus colaboradores estiman que aproximadamente un millón de especies estarán en peligro de extinción en el año 2050 como resultado del calentamiento global y de las numerosas alteraciones provocadas por el cambio climático de la Tierra.



a)



b)

FIGURA 29-11 Especies invasoras
a) La mangosta, importada de India para acabar con las ratas, amenaza con exterminar las aves que anidan en el suelo en Hawai. ***b)*** La perca del Nilo, introducida en el lago Victoria por los pescadores, resultó una verdadera amenaza para los peces nativos.

29.4 ¿CÓMO PUEDE AYUDAR LA BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN A PRESERVAR LA BIODIVERSIDAD?

Fundamentos de la biología de la conservación

Las cuatro metas importantes de la biología de la conservación son las siguientes:

- Comprender los efectos de las actividades humanas sobre las especies, poblaciones, comunidades y ecosistemas.
- Preservar y restaurar las comunidades naturales.
- Revertir la pérdida acelerada de la biodiversidad de la Tierra causada por las actividades humanas.
- Fomentar el uso sustentable de los recursos de la Tierra.

La biología de la conservación incorpora los principios filosóficos y éticos de que la biodiversidad tiene un valor intrínseco y que otras formas de vida tienen el derecho de existir, independientemente de su valor para los seres humanos. En consecuencia, debemos tratar de evitar la extinción causada por el hombre de las especies individuales. Otro principio importante es que las complejas relaciones entre los organismos, que han evolucionado durante milenios, deben preservarse dentro de sus ambientes naturales.

La biología de la conservación tiene también la meta práctica de sostener el bienestar humano mediante la comprensión y la protección del ambiente natural. Reconoce que los seres humanos, al igual que otras formas de vida, evolucionaron dentro del ambiente y dependen de los servicios que éste les brinda.

La biología de la conservación es una ciencia integrada

La biología de la conservación aplica el conocimiento de diversas disciplinas para preservar las especies y fomentar la supervivencia de las poblaciones sanas, autosustentables y genéticamente diversas dentro de las comunidades naturales.

Dentro del amplio campo de la biología de la conservación, el esfuerzo desplegado para preservar las especies concentra la ayuda por parte de los ecólogos, administradores de la vida salvaje, genetistas, botánicos y zoólogos. Pero la conservación efectiva también depende de la experiencia y el apoyo de la gente ajena a las actividades de la biología de la conservación, lo cual incluye a funcionarios del gobierno de todos los niveles, quienes establecen la política y las leyes ambientales; los abogados relacionados con el ambiente que ayudan a hacer cumplir las leyes que protegen las especies y sus hábitat; y los economistas ecológicos, quienes ayudan a establecer el valor de los servicios de los ecosistemas. Además, los científicos sociales aportan su conocimiento sobre las formas en que los diversos grupos culturales utilizan el ambiente. Los educadores ayudan a los estudiantes a comprender cómo funcionan los ecosistemas, cómo sostienen la vida humana y cómo la gente puede alterarlos o preservarlos. Las organizaciones dedicadas a la preservación de especies identifican las áreas problemáticas, ofrecen material educativo y organizan el apoyo fundamental por parte de los individuos. Finalmente, las preferencias y acciones individuales determinan en última instancia si ha tenido éxito el esfuerzo desplegado para lograr la preservación.

Preservación de los ecosistemas salvajes

Cada esfuerzo para conservar los ecosistemas es único porque cada área salvaje y cada especie amenazada se enfrentan a diferentes retos de supervivencia. Las reservas núcleo, conectadas por medio de corredores de vida salvaje, son formas muy exitosas para preservar los ecosistemas naturales y sus diversas comunidades, incluidas las especies que están en peligro de extinción.

Las reservas núcleo preservan todos los niveles de biodiversidad

Las **reservas núcleo** son áreas naturales protegidas contra la mayoría de los usos que podrían darles los humanos, excepto para la recreación de muy bajo impacto. Estas reservas abarcan suficiente espacio para preservar los ecosistemas con toda su biodiversidad. En la sección "Guardián de la Tierra: Recuperación de un depredador clave", se explica cómo al volver a introducir a los lobos en el Parque Nacional Yellowstone, una reserva núcleo en Wyoming, están mejorando otras poblaciones y se restauran muchas interacciones de las comunidades. Como las tormentas, los incendios y las inundaciones naturales son importantes para mantener los ecosistemas, las reservas núcleo deben ser lo bastante grandes como para permitir estos sucesos sin que se pierdan especies.

Para establecer reservas núcleo efectivas, los expertos en conservación deben conocer las *áreas críticas mínimas* necesarias para sostener las poblaciones mínimas viables de las especies que requieren el mayor espacio. Las áreas críticas mínimas varían de manera significativa entre las especies, pero, para una especie determinada, tales áreas dependen también de la disponibilidad de alimento, agua y refugio. El área crítica mínima requerida para mantener una población mínima viable de jaguares en el sur de California, por ejemplo, se estima en aproximadamente 2000 kilómetros cuadrados.

Los corredores conectan los hábitat fundamentales de los animales

En nuestro mundo actual tan poblado, una reserva núcleo individual a menudo no es lo suficientemente grande como para

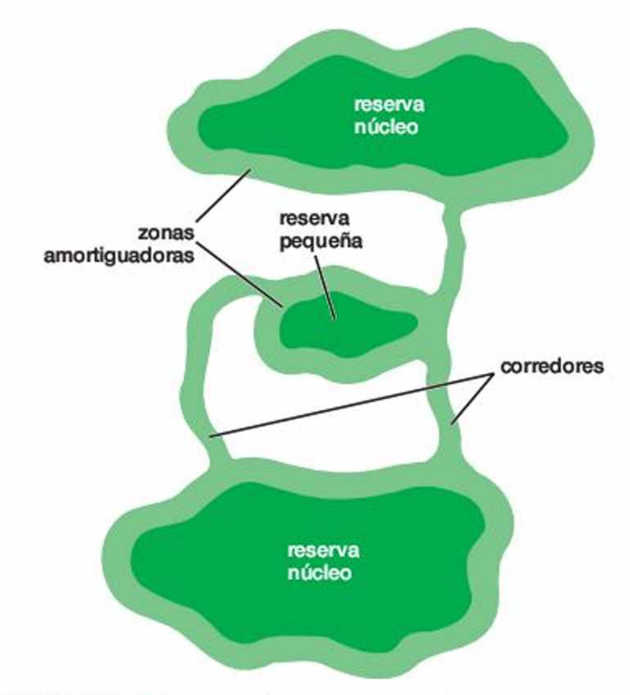


FIGURA 29-12 Los corredores conectan a las reservas

GUARDIÁN DE LA TIERRA Recuperación de un depredador clave

Un animal se considera un *depredador clave* cuando sus actividades de cacería ejercen un efecto importante sobre la estructura de la comunidad de un ecosistema. Las investigaciones realizadas en el Parque Nacional Yellowstone en el oeste de Estados Unidos (FIGURA E29-5a) documentan las complejas interrelaciones dentro de esta comunidad natural y el papel fundamental que desempeña un depredador clave: el lobo. Considerado como una amenaza para las manadas de alces y bisontes, los lobos fueron exterminados de forma deliberada en Yellowstone en 1928. Con base en la información recabada y las fotografías aéreas, los investigadores han determinado que este suceso marcó el comienzo del fin para la regeneración de los álamos temblones (FIGURA E29-5b). Las poblaciones de álamos, donde se refugia una diversidad de comunidades de plantas y aves, han descendido en un 95 por ciento desde que se abrió el parque en 1872. Recientes investigaciones sugieren que el alce, la presa mayor de los lobos, se alimenta de casi todos los álamos temblones jóvenes, así como de los sauces y de los álamos americanos.

De 1995 a 1996, después de varios años de planeación, estudios y debates públicos, la dependencia el Servicio de Peces y Vida Silvestre de Estados Unidos capturó 21 lobos grises en Canadá, los llevó al Parque Nacional Yellowstone y ahí los puso en libertad (FIGURA E29-5c). Los lobos están prosperando y ahora su número ha aumentado a 250 ejemplares. Muchos ecólogos están convencidos de que la introducción de este depredador clave ha ejercido un efecto favorable y de largo alcance en el ecosistema de Yellowstone.

Un estudio reciente por parte de los ecólogos William Ripple y Eric Larsen sugiere que la depredación del lobo no solamente controla la cantidad de alces, sino que también modifica el comportamiento de éstos. Cuando los lobos merodean, los alces no se acercan a los álamos temblones, sauces y álamos americanos que se encuentran en las orillas de los arroyos, donde son menos capaces de ver a los lobos o de escapar ante un ataque sorpresivo. Ahora, puesto que los alces ya no se acercan a los árboles, estas comunidades de plantas se están regenerando y ofrecen más hábitat para las aves canoras, así como mejores condiciones en los arroyos para las truchas. Como estos árboles prosperan, los castores regresaron y han construido pequeñas represas en los arroyos, lo que propicia la formación de pantanos, hábitat adecuados para los visones, las ratas almizcleras, las nutrias, los patos y los extraños sapos boreales. Las plantas suculentas que crecen en los pantanos hechos por los castores son el alimento favorito de los osos pardos cuando salen de su estado de hibernación. Estos osos también se alimentan de los restos de alces que dejan los lobos, al igual que las águilas doradas y las águilas calvas. En un giro posterior de la intrincada red de interacciones de la comunidad, los lobos compiten y matan a los coyotes, los cuales se comen a los roedores. Como las poblaciones de roedores están aumentando, los zorros rojos que se alimentan de roedores están proliferando y los biólogos temen que abundarán otros depredadores pequeños como las comadrejas y los glotones.

Algunos ecólogos, al notar la complejidad de las interacciones de las especies, señalan de manera correcta que el "efecto lobo" necesita más tiempo y estudio antes de delinear una conclusión definitiva. Pero hasta ahora la evidencia sugiere que, como indica el administrador del Proyecto de restauración del lobo, Douglas Smith, "los lobos son para Yellowstone lo que el agua es para los Everglades de Florida".



FIGURA E29-5 Impacto de un depredador clave
a) Ubicación del Parque Nacional Yellowstone. **b)** Los remanentes de lo que alguna vez fueron zonas arboladas de álamos en el Parque Nacional Yellowstone son testigos de la falta de regeneración desde principios del siglo xx. (Fotografía cortesía del doctor William Ripple). **c)** Los lobos ahora deambulan por Yellowstone, deleitan a los visitantes y ejercen efectos positivos de largo alcance sobre la comunidad natural.

mantener por sí sola la biodiversidad y las complejas interacciones de las comunidades. Los **corredores de vida salvaje**, los cuales son franjas de terreno protegidas que unen las reservas núcleo, permiten a los animales desplazarse libremente y con seguridad entre hábitat que, de otra forma, estarían aislados (FIGURA 29-12). Al conectar los corredores aumenta efectivamente el tamaño de las reservas pequeñas. Tanto las reservas núcleo como los corredores, de manera ideal, están rodeados por zonas amortiguadoras que sustentan las actividades humanas compatibles con la vida salvaje. Las zonas amortiguadoras evitan las actividades de gran impacto sobre el ambiente como tala, minería y construcción de carreteras y viviendas, para que no interfieran con la vida salvaje de la región núcleo.

En Costa Rica el gobierno y las organizaciones dedicadas a la conservación ofrecen incentivos fiscales, conocidos como *derechos de conservación*, para los propietarios de hábitat en riesgo que los protegen de las actividades humanas. Este programa ha impulsado a muchos ciudadanos a participar en la creación de corredores de vida salvaje conectados con las áreas

protegidas. El ecoturismo de bajo impacto que tiene lugar justo afuera de estos corredores capta los ingresos tan necesarios para las comunidades locales.

Un corredor de vida salvaje puede ser tan angosto como el paso debajo de una carretera. Por ejemplo, en el sur de California tan densamente poblado, se abandonaron planes para construir más de 1000 nuevas casas cerca de San Diego y se cerraron las salidas a la carretera después de que los biólogos expertos en la vida salvaje descubrieron a un jaguar que estaba usando el paso subterráneo de Coal Canyon para desplazarse entre hábitat adecuados. Ahora, un corredor oficial de la vida salvaje, el paso subterráneo y sus alrededores están siendo restaurados para darles una apariencia más natural, lo que animará a los jaguares y otros animales salvajes a cruzar sin ningún temor por debajo de la carretera (**FIGURA 29-13**).

En las montañas Rocallosas del norte una coalición de grupos conservacionistas y científicos propuso la creación de una serie de corredores para la vida salvaje con el fin de unir las reservas núcleo ya existentes, como el Parque Nacional Yellowstone, con los ecosistemas cercanos. Tales hábitat interconectados sostendrían a las poblaciones de osos pardos, alces y pumas.

29.5 ¿POR QUÉ LA SUSTENTABILIDAD ES LA CLAVE DE LA CONSERVACIÓN?

La vida y el desarrollo sustentables estimulan el bienestar ecológico y de la humanidad a largo plazo

Los ecosistemas naturales comparten ciertos "principios de operación", que son violados frecuentemente por el desarrollo humano no sustentable. La sustentabilidad requiere de cuatro importantes características:

- Diversas comunidades con riqueza de interacciones comunitarias
- Poblaciones relativamente estables que permanezcan dentro de la capacidad de carga del ambiente
- Reciclado y uso eficiente de las materias primas
- Aprovechamiento de fuentes de energía renovables

En la sustentabilidad es primordial el respeto a los principios operativos de la naturaleza. En el trascendental documento *Who Will Care for the Earth?* (*¿Quién cuidará de la Tierra?*), la IUCN afirma que el **desarrollo sustentable** "satisface las necesidades del presente sin comprometer la capacidad de las futuras generaciones para satisfacer sus propias necesidades". Y especifica:

> La humanidad ya no debe tomar de la naturaleza más de lo que ésta pueda reabastecer. Esto, a la vez, significa que hay que adoptar los modos de vida y las vías de desarrollo que respeten y trabajen dentro de los límites de la naturaleza. Lo anterior puede lograrse sin rechazar los numerosos beneficios que ha traído consigo la tecnología moderna, siempre y cuando esa tecnología trabaje también dentro de tales límites.

La pesca comercial es un ejemplo primordial del trabajo de la tecnología fuera de los límites de la naturaleza. Con el uso del sonar, de enormes redes de pesca y de arrastre que son capaces de arrasar comunidades enteras del lecho marino, los pescadores comerciales han capturado mucho más de lo que la naturaleza puede reabastecer, poniendo en peligro de extinción tanto a las especies comerciales como a las no comerciales. La pesca sustentable exige preservar los sitios de desove, limitar la captura de peces y mejorar la tecnología para evitar los daños no intencionados.

Por desgracia, en la sociedad humana moderna, el "desarrollo sustentable" es casi una contradicción, porque "desarrollo" a menudo significa remplazar los ecosistemas naturales con infraestructura humana, como sucede cuando se construyen viviendas. Tradicionalmente, muchos economistas y hombres de negocios han insistido en que sin el crecimiento continuado, la humanidad no puede prosperar. Desde luego, la gente de los países "desarrollados" ha logrado crecimiento económico y un elevado nivel de vida. Pero han logrado esto





FIGURA 29-13 Corredores para la vida salvaje
a) Los biólogos del Servicio de Parques Nacionales identifican y siguen la pista a los jaguares por medio de una laminilla de identificación que les colocan en la oreja y collares para localizarlos por medio de un sistema de posicionamiento global (GPS). Aquí se observa a uno de los biólogos con un jaguar sedado. ***b)*** El asfalto ha sido removido y el tráfico está prohibido en el paso a desnivel en el cañón Coal, debajo de la carretera de Riverside cerca de San Diego, para permitir que los jaguares se desplacen libremente entre hábitat situados a uno y otro lado.

explotando de una manera no sustentable los servicios directos e indirectos que brindan de forma gratuita los ecosistemas; además, han utilizado grandes cantidades de energía no renovable.

Sin embargo, ahora la evidencia proveniente de todas partes del mundo muestra que las actividades responsables de tal crecimiento están desenredando la compleja red de las comunidades naturales y socavando la capacidad de la Tierra para sustentar la vida. A medida que los individuos y los gobiernos reconocen la necesidad del cambio, surge una gran cantidad y variedad de proyectos cuya intención es satisfacer las necesidades humanas de forma sustentable. En los siguientes apartados describiremos algunos de esos proyectos.

Las reservas de la biosfera ofrecen modelos para la conservación y el desarrollo sustentable

Una red mundial de **reservas de la biosfera** lanzó un programa conocido con el título de El hombre y la biosfera, bajo los auspicios de la Organización de las Naciones Unidas (ONU). La meta de las reservas de la biosfera es conservar la biodiversidad y evaluar las técnicas para un desarrollo humano sustentable, y al mismo tiempo preservar los valores culturales locales. El proyecto Reservas de la biosfera abarca tres regiones. Una *reserva núcleo*, la cual, en tanto que está protegida, permite la investigación y a veces el turismo y algunos usos culturales tradicionales sustentables. Una *zona amortiguadora* circundante que permite las actividades humanas y el desarrollo de bajo impacto. Fuera de esta zona amortiguadora se encuentra el *área de transición*, la cual es flexible en tamaño y uso, apoya los asentamientos, el turismo, la pesca y la agricultura, todo esto (de manera ideal) operado con sustentabilidad (**FIGURA 29-14**). La primera reserva de la biosfera fue designada a fines de la década de 1970 y actualmente existen 480 de estos sitios en todo el mundo.

Las reservas de la biosfera son totalmente de carácter voluntario y están administradas por los países y zonas regionales donde se ubican. Esto ha reducido considerablemente la gran oposición a ellas, pero como resultado de su carácter voluntario, pocas se apegan por completo al modelo ideal de reservas de la biosfera. En Estados Unidos la mayoría de las 47 reservas núcleo son parques y bosques nacionales. Buena parte de los terrenos de las zonas amortiguadoras y de transición son de propiedad privada, y algunos de los terratenientes pueden no estar al tanto de su designación. A menudo, los fondos monetarios son inadecuados para poder compensarlos por las restricciones al desarrollo, y para promover y coordinar el desarrollo sustentable, particularmente en las zonas de transición.

La reserva de la biosfera del desierto de Chihuahua es una reserva regional innovadora establecida en 1977 y consiste en tres reservas separadas dentro de ese desierto. En conjunto, estas zonas satisfacen el criterio mínimo de la ONU (**FIGURA 29-15**). El Parque Nacional Big Bend, en Texas, sirve como la zona de "reserva núcleo protegida", que brinda apoyo a la investigación y al turismo, pero no al desarrollo privado. La porción conocida como la Jornada de la reserva, ubicada en Nuevo México, es considerada como la "zona amortiguadora". Aquí, los científicos investigan la administración sustentable de las tierras en los ecosistemas secos. En México, la reserva Mapimí sirve como "área de transición". Más de 70,000 personas viven en esta reserva, y los científicos están trabajando con ellas para animarlas a que se dediquen a labores agrícolas más sustentables y a que conserven las especies del desierto como la tortuga Bolson, el reptil terrestre más grande de Norteamérica, que está en peligro de extinción. Los científicos tienen ahora la esperanza de reintroducir esta especie en el parque nacional Big Bend y de establecer corredores de vida salvaje para unir estas reservas separadas.

Las reservas de la biosfera se han encontrado con los mismos obstáculos que enfrentan la mayor parte de los esfuerzos para preservar la biodiversidad y cambiar la forma en que la gente utiliza los recursos naturales; sin embargo, ahora están teniendo éxito de forma gradual. El concepto ofrece un modelo elegante de conservación en el contexto del desarrollo sustentable y constituye el marco para los esfuerzos en ese sentido tanto presentes como futuros.



FIGURA 29-14 Concepto de una reserva de biosfera



FIGURA 29-15 Una reserva de biosfera regional única
Esta reserva regional dentro del desierto de Chihuahua (en color café) consiste en tres reservas similares (en verde) en Estados Unidos y México.

La agricultura sustentable ayuda a preservar las comunidades naturales

La pérdida más grande de un hábitat ocurre cuando la gente convierte los ecosistemas naturales en monocultivos, lo que significa que grandes extensiones de tierra se dedican a un solo cultivo. En la región central norte de Estados Unidos, los pastizales naturales originales se destinaron casi en su totalidad a labores agrícolas. La agricultura es necesaria para alimentar a la humanidad, y los agricultores tienen que enfrentarse a la presión de producir grandes cantidades de alimento al costo más bajo posible. En algunos casos, esto ha conducido a unos enfoques agrícolas no sustentables que interfieren con los servicios de los ecosistemas. Por ejemplo, dejar que las tierras estén barbechadas (ociosas) después de levantada la cosecha permite la erosión de las tierras fértiles. Se ha encontrado que un herbicida, utilizado comúnmente para eliminar la maleza en los sembradíos, es un potente perturbador endocrino, y los insecticidas que se emplean de manera indiscriminada exterminan no sólo a las plagas sino también a sus depredadores naturales. En muchas regiones del mundo los sistemas de irrigación están acabando con los mantos acuíferos subterráneos con más rapidez de la que pueden reabastecerse por medio de los procesos naturales.

Por fortuna, los agricultores ya están reconociendo que la agricultura sustentable ahorra dinero y al mismo tiempo conserva las tierras (tabla 29-1). La técnica de **sembrar sin labrar** (conocida en inglés como *no-till*), que deja los residuos de las cosechas recolectadas en las tierras para que formen paja y hojas para el cultivo del año siguiente, representa un componente de la agricultura sustentable. En Estados Unidos ahora se emplea en el 20 por ciento de los sembradíos, lo cual ahorra a los agricultores más de 1200 millones de litros de combustible anualmente en comparación con los métodos de cultivo convencionales. Desde 1980, esta práctica ha ayudado a reducir la erosión del suelo aproximadamente en un 30 por ciento.

La mayoría de los agricultores que utilizan esta técnica usan herbicidas para aniquilar el cultivo de cobertura y la maleza (FIGURA 29-16) y otros pesticidas para controlar la aparición de hongos e insectos. Muchos agricultores dedicados a los productos orgánicos emplean la técnica de sembrar sin labrar, y también evitan utilizar herbicidas, insecticidas o fertilizantes sintéticos. La agricultura orgánica depende de los depredadores naturales para controlar las plagas y de los microorganismos de la tierra para descomponer los desechos animales y de la cosecha, de manera que los nutrimentos se reciclan. Diversos cultivos reducen la aparición de las plagas y enfermedades que atacan a un solo tipo de plantas, y la labor agrícola de sembrar sin labrar protege las tierras.

En contraste con las "granjas fábrica", que dedican cientos o incluso miles de acres a un solo cultivo, las granjas orgánicas tienden a ser pequeñas. Puesto que la pérdida de los servicios del ecosistema no está considerada en los costos de las prácticas agrícolas no sustentables, el alimento producido en tales condiciones tiende a ser más barato, al menos a corto plazo. Así, los consumidores que desean apoyar la agricultura sustentable deben estar preparados para pagar un poco más por los alimentos producidos de esta manera. Aunque sólo aproximadamente el 0.5 por ciento de tierra de cultivo en Estados Unidos está dedicada a los productos orgánicos, la demanda de los consumidores está impulsando un crecimiento firme de este método sustentable. Muchos proyectos, como el Programa de investigación y educación para la agricultura sustentable de la Universidad de California, apoyan la investigación y educación de los agricultores y del público en general acerca de las ventajas de la agricultura sustentable y cómo practicarla. En la sección "Guardián de la Tierra: Preservación de la biodiversidad con café cultivado a la sombra", aprenderás acerca de una forma de la agricultura tropical sustentable.

El futuro está en tus manos

El crecimiento de la población humana no es sustentable

Las causas fundamentales de la degradación ambiental son simples: demasiada gente utiliza muchos recursos y genera demasiados desechos. Las soluciones, por desgracia, son complejas. El desarrollo sustentable busca el progreso hacia una buena calidad de vida, incluida una alimentación y prendas de vestir adecuadas, aire y agua limpios, buena atención médica, buenas condiciones de trabajo, oportunidades de educación y de ejercer una profesión, así como el acceso a ambientes naturales sin deteriorarlos. La mayoría de los habitantes de la Tierra viven en países en desarrollo y carecen de por lo menos algunas de estas comodidades básicas (FIGURA 29-17). La ONU estima que más de 850 millones de personas (casi una de cada siete) carecen de la alimentación adecuada.

Las discusiones sobre la sustentabilidad y preservación de la biodiversidad con frecuencia parecen evadir un hecho que

a)



b)

FIGURA 29-16 Sembradíos sobre terrenos sin labrar
a) Un cultivo de cobertura de trigo se elimina con un herbicida antes de cosechar el grano. Las plantas crecidas de semillas de algodón prosperan entre el trigo muerto, anclan el suelo y reducen la evaporación. *b)* Más tarde en la temporada, el mismo campo muestra una sana cosecha de algodón que crece sobre la paja del trigo muerto.

Tabla 29-1 Las prácticas agrícolas afectan la sustentabilidad

	Agricultura no sustentable	Agricultura sustentable
Erosión del suelo	Permite la erosión del suelo mucho más aprisa de lo que puede recuperarse, porque se labra sobre los restos de las cosechas, dejando el suelo expuesto hasta que crecen los nuevos cultivos.	La erosión se reduce considerablemente por la agricultura de sembrar sin labrar. La erosión por el viento disminuye plantando hileras de árboles a modo de rompevientos alrededor de los campos.
Control de plagas	Usa grandes cantidades de pesticidas para controlar las plagas.	Los árboles y arbustos cerca de los campos dan hábitat a las aves que comen insectos y a los insectos depredadores. Reducir el uso de insecticidas ayuda a proteger a los pájaros y a los depredadores de insectos.
Uso de fertilizantes	Usa grandes cantidades de fertilizantes sintéticos.	La agricultura de sembrar sin labrar conserva el suelo rico en nutrimentos. Los desechos animales se usan como fertilizantes. Las leguminosas que reabastecen los suelos con nitrógeno (como la soya y la alfalfa) se alternan con las cosechas que agotan el nitrógeno del suelo (como el maíz y el trigo).
Calidad del agua	Los escurrimientos del suelo desnudo contaminan el agua con pesticidas y fertilizantes. Cantidades excesivas de desechos animales se drenan de los comederos.	Los desechos animales se usan para fertilizar los campos. La planta de cobertura que deja la agricultura de sembrar sin labrar reduce el escurrimiento de nutrimentos.
Irrigación	Puede irrigar demasiado los cultivos, suministrando agua bombeada de depósitos subterráneos con mayor rapidez de la que se puede recuperar por la lluvia o nieve.	La moderna tecnología de irrigación reduce la evaporación y suministra el agua sólo en el momento y el lugar en que se necesita. La agricultura de sembrar sin labrar reduce la evaporación.
Diversidad de cultivos	Depende de un número pequeño de cosechas de altos ingresos, lo cual causa la aparición de insectos o enfermedades en las plantas que se combaten con grandes cantidades de pesticidas.	Al alternar las cosechas y plantar una variedad más amplia de cultivos se reduce más la aparición de insectos y enfermedades.
Uso de combustibles fósiles	Usa grandes cantidades de combustibles fósiles no renovables para el equipo agrícola y para producir y aplicar fertilizantes y pesticidas.	La agricultura de sembrar sin labrar disminuye la necesidad de arar y fertilizar.

no tiene escapatoria. Tal como se especifica en el documento de la IUCN *¿Quién cuidará de la Tierra?*, un tema central es "cómo lograr el equilibrio de las poblaciones humanas con los ecosistemas que las sostienen". Por medio de los adelantos tecnológicos y el derroche del capital ecológico de la Tierra, hemos logrado una población que rebasa considerablemente este equilibrio. Por si fuera poco, actualmente agregamos de 75 a 80 millones de personas al planeta cada año. Este crecimiento es incompatible con un aumento sustentable de la calidad de vida para los 6500 millones de personas que ya estamos aquí preservando lo que queda de la biodiversidad de la Tierra para las futuras generaciones.

Los cambios en los estilos de vida y el empleo de las tecnologías apropiadas también son esenciales

La única forma verdaderamente efectiva de conservar la vida sobre la Tierra implica realizar cambios fundamentales en el modo de interactuar con nuestro entorno natural en forma individual y colectiva. Sin un enfoque sustentable no podrá haber una mejora a largo plazo de la calidad de vida de los seres humanos.

Además de planear el número de hijos con responsabilidad, podemos reducir nuestro consumo de energía, de combustibles fósiles no renovables y emplear las tecnologías que economicen energía. En ausencia de tecnologías aún no probadas, como la fusión nuclear, la vida sustentable debe depender en última instancia de las fuentes de energía renovables (la luz solar, el viento y las olas del mar, por ejemplo). Podemos emular a los ecosistemas naturales al reciclar los recursos no renovables. Nuestras elecciones como consumidores pueden abrir mercados para los alimentos y bienes duraderos que se producen de forma sustentable. Éstos son todos los cambios que podemos y debemos hacer. Los seres humanos poseemos la habilidad para destruir la naturaleza, pero también tenemos la capacidad necesaria para protegerla, así como una responsabilidad moral frente a ello.

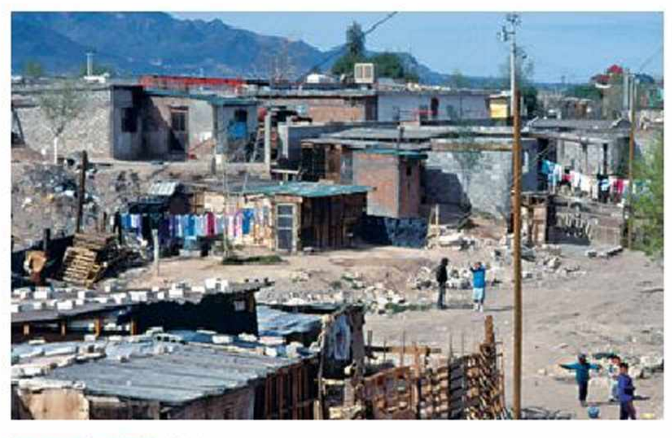


FIGURA 29-17 Pobreza
Miles de millones de personas carecen de los recursos necesarios para llevar una buena calidad de vida. Este asentamiento en Ciudad Juárez, México, está precisamente cruzando la frontera con El Paso, Texas (ambas poblaciones se encuentran dentro del desierto de Chihuahua que se muestra en la figura 29-15).

Este capítulo ha presentado algunos ejemplos de las actividades humanas que se desplazan en la dirección correcta. Ve alrededor de tu escuela y comunidad. ¿Qué se está haciendo para impulsar un desarrollo sustentable? ¿Qué no se está haciendo? ¿Qué se necesitaría para hacer los cambios pertinentes? En la sección "Enlaces con la vida: ¿Qué pueden hacer los individuos?" sugerimos algunas formas en que las personas pueden contribuir con el desarrollo sustentable y ayudar a proteger la vida sobre la Tierra.

GUARDIÁN DE LA TIERRA Preservación de la biodiversidad con café cultivado a la sombra

Vistas desde corta distancia, las "rústicas" plantaciones de café mexicano no se diferencian de las selvas tropicales. El café es uno de los pocos cultivos que pueden crecer a la sombra (el cacao, con el que se fabrica el chocolate, es otro). Las plantaciones rústicas a menudo consisten en una selva tropical casi intacta con docenas de especies de árboles que forman un dosel hasta de 20 metros de altura (**FIGURA E29-6**). Los árboles protegen el suelo de la erosión, atrapan el agua y humedecen el aire, creando así una sombra fresca que reduce el crecimiento de la maleza. Los árboles también sirven de hogar para más de 150 diferentes especies de aves. Las aves se alimentan de las diversas comunidades de insectos que habitan tanto en los árboles como en el suelo húmedo creado por las especies que se encargan de descomponer las hojas que han caído al suelo. Los arbustos que crecen hasta la altura de la cintura de un hombre continúan produciendo granos de café en este ambiente sombreado durante casi 30 años.

El café puede crecer también a plena luz del Sol, lo que aumenta su producción. Desde principios de la década de 1970, se ha tratado de abrir grandes claros en la selva para el monocultivo del café. En Colombia casi el 70 por ciento de las plantaciones de café crecen ahora a plena luz del Sol. Al carecer de los nutrimentos que se obtienen por la descomposición de la selva, estas granjas requieren de grandes cantidades de fertilizantes a un precio elevado. El suelo soleado y fertilizado, así como la ausencia de depredadores naturales favorecen el crecimiento de la maleza y de los insectos que llegan a convertirse en plagas, las cuales tienen que controlarse por medio de herbicidas e insecticidas. La cantidad de especies de aves se reduce hasta en un 95 por ciento en este ambiente artificial, porque se envenenan con los pesticidas y se les priva de su hábitat y de los insectos que constituyen su alimento. Como las plantaciones de café y otras actividades han reducido los doseles de árboles que cubren las selvas tropicales durante los últimos 30 años, ha habido una reducción en las poblaciones de las aves nativas y de las que procrean en Norteamérica pero que pasan el invierno en las selvas tropicales de Centro y Sudamérica. Éstas incluyen tordos madereros, cazamoscas, tanagras escarlatas, vireos, currucas y colirrojos.

Estados Unidos consume más de la tercera parte del café producido en el mundo, y dos terceras partes de esa cantidad se cultivan en Latinoamérica y el Caribe. Por fortuna, la mayor parte del café que se cultiva en México, y más de la mitad del que se cultiva en Costa Rica, proviene de plantaciones a la sombra. Los árboles que forman el pabellón ofrecen también una fuente de alimento o de ingresos por los cítricos, plátanos, guayabas y maderas que producen. Los importadores y consumidores de café están descubriendo gradualmente la importancia que tienen estas plantaciones tradicionales en la conservación de la biodiversidad, en particular de las aves migratorias. El Centro Smithsoniano de Aves Migratorias certifica las plantaciones de café como Bird Friendly™ (amigables con las aves) si cumplen con los altos estándares para la diversidad de las selvas tropicales. La Alianza de las Selvas Tropicales certifica que el café se produjo de forma sustentable por medio del sello de aprobación Rainforest Alliance Certified. El elevado precio de estos cafés refleja el valor de los servicios del ecosistema que conservan, pero los bebedores de café exigentes consideran también que el sabor y el aroma agregados de los cafés cultivados a la sombra compensan su precio más alto.

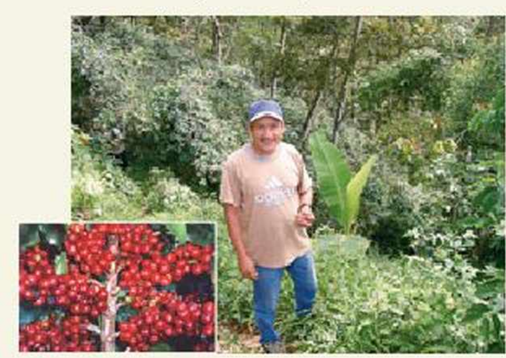


FIGURA E29-6 Las plantaciones rústicas de café preservan la biodiversidad
Domingo Silva practica la agricultura sustentable en su plantación de café a la sombra en Oaxaca, México. Esta granja, la cual ha pertenecido a su familia durante cuatro generaciones, produce una variedad de frutas así como granos de café. (Imagen en recuadro) Los granos de café son uno de los pocos cultivos que prosperan a la sombra.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO DE REGRESO DE LA EXTINCIÓN



La escasez de árboles longevos y de larvas de escarabajos que habitan en ellos significa que para que una pareja de pájaros carpinteros de pico color marfil pueda procrear, en condiciones ideales, se requieren hasta 15.5 kilómetros cuadrados de bosque sin talar. Pero en los bosques tan destruidos que ahora existen, una pareja de estas aves podría requerir de 50 a 78 kilómetros cuadrados para obtener sus recursos adecuados. Nadie sabe si todavía existe siquiera una pareja capaz de reproducirse en Big Woods, pero los investigadores la están buscando con gran interés y cuidado. Los ornitólogos que fueron los primeros en localizar a este pájaro carpintero mantuvieron en secreto su descubrimiento durante más de un año, pues temían que, al hacer pública la información, los aficionados a la observación de la vida de las aves invadirían el lugar, de manera que realizaron expediciones y reunieron evidencias de manera subrepticia. Cuando las noticias sobre este descubrimiento llegaron a los diarios, el Servicio de Peces y Vida Silvestre de Estados Unidos restringió el acceso a los aproximadamente 20 kilómetros cuadrados adyacentes al sitio donde se había visto al pájaro carpintero, y permitió la entrada sólo a unos cuantos investigadores. Sin embargo, mucho de lo que queda de Big Woods está abierto al público. Aunque muchos amantes de las aves, atraídos por la posibilidad de ver aunque sea una vez en la vida a este pájaro carpintero, algunos otros se preocupan tanto por la supervivencia de esta ave que están decididos a ya no molestarlo. Al describir al pájaro carpintero de pico color marfil como un "símbolo de la vida salvaje," un amante de las aves, expresó: "En realidad no necesito verlo o tomarle fotografías, sólo me basta con saber que se encuentra ahí".

Piensa en esto ¿Qué hace que la gente se preocupe tanto por este pájaro al cual quizá nunca verán? ¿Por qué otros se preocupan tan poco que, al igual que los propietarios de los aserraderos que destruyeron el último hábitat de los pájaros carpinteros de pico color marfil, parecieran deseosos de que se extingan?

ENLACES CON LA VIDA ¿Qué pueden hacer los individuos?

No hay pasajeros en la nave espacial llamada Tierra. Todos formamos parte de la tripulación.

—Marshall McLuhan

La vida sustentable es, a final de cuentas, una ética que debe invadir todos los niveles de la sociedad humana, comenzando por los individuos. El adagio de "Reduce, reutiliza y recicla" es un consejo excelente para minimizar las repercusiones sobre los sistemas que sustentan la vida sobre la Tierra. De estas "tres R", la más importante es la reducción del consumo. He aquí algunas formas de lograrlo:

CONSERVA LA ENERGÍA

- **Calentamiento y enfriamiento:** No calientes tu casa a más de 20°C en el invierno y gradúa el aire acondicionado por debajo de 25°C en el verano. Apaga el sistema de calefacción o de aire acondicionado cuando salgas de casa. Cuando te mudes a una casa o vayas a remodelarla, considera las características que economizan energía como el calentamiento por medio de la luz solar, un buen aislamiento, ventilador en el ático, ventanas con doble vidrio (con recubrimiento de "baja energía" para disminuir la transferencia de calor) y un buen aislamiento para el invierno. Planta árboles caducifolios en el lado sur de tu casa para que den sombra en el verano y sol en el invierno. Si es posible, compra energía renovable del proveedor.
- **Agua caliente:** Date un baño breve y limpia los orificios de la ducha. Utiliza la lavadora y el lavavajillas sólo con cargas completas; emplea agua fría para lavar la ropa; no enjuagues la vajilla para quitarle los restos de comida antes de lavarla. Baja la temperatura al calentador de agua.
- **Aparatos domésticos:** Compara la escala de graduaciones al comprar un aparato grande. No uses la secadora en el verano, coloca la ropa a secar en un cordel. Apaga las luces y aparatos que no estés usando. Remplaza las bombillas incandescentes por fluorescentes o LED cuando sea posible.
- **Transportación:** Escoge el automóvil que ahorre más gasolina y que satisfaga tus necesidades, y úsalo de manera eficiente haciendo todas tus diligencias de una sola vez. Usa los transportes públicos, o ponte de acuerdo con los vecinos para alternar el uso de los automóviles; camina, usa la bicicleta, o emplea la computadora para comunicarte, siempre que sea posible.

CONSERVA LOS MATERIALES

- **Recicla:** Ve cuáles son las opciones de reciclado en tu comunidad, y recicla todo lo que acepten. Investiga sobre la preparación de composta (hay excelentes sitios al respecto en Internet). Los residuos de fruta, vegetales, hojas y césped pueden proteger y fertilizar tus plantas. Apoya y anima a tu escuela y a tu comunidad para que reciclen.
- **Compra material reciclado:** Compra productos de papel reciclado. Las botellas de plástico se reciclan para fabricar alfombras y pisos.
- **Reutiliza:** Reutiliza todo lo que sea posible, como sobres y carpetas para archivar documentos; utiliza las hojas de papel por ambos lados. Vuelve a llenar el botellón de agua. Reutiliza las bolsas del supermercado. Regala, en vez de tirar, la ropa que esté en buen estado, así como juguetes y muebles. Haz trapos de limpiar con la ropa vieja y úsalos en vez de tratarlos como material de limpieza desechable.
- **Conserva el agua:** Si vives en una zona seca, planta alrededor de tu casa vegetación que resista la sequía para reducir el empleo de agua.

APOYA LOS HÁBITOS SUSTENTABLES

- **Elección de alimentos:** Compra productos orgánicos cosechados en la localidad para que no tengas que ir más lejos. Busca el café que haya sido cosechado a la sombra, ya sea que tenga el sello de aprobación Bird-Friendly ™ o Rainforest Alliance Certified y pídelo en la cafetería local. Disminuye el consumo de carne, en especial de res. Consulta la "lista de pescados" en http://thefishlist.org para hacer elecciones amigables con el océano al comprar productos del mar.
- **Limita el uso o evita el empleo de sustancias químicas dañinas:** Los limpiadores, insecticidas y herbicidas fuertes contaminan el agua y el suelo.

REDOBLA TUS ESFUERZOS

- **Apoya los esfuerzos organizados para la conservación:** Únete a grupos que trabajan para la conservación del ambiente y dona dinero para sus proyectos. Puedes encontrarlos en Internet; solicita por correo electrónico información acerca de la legislación ambiental que te facilite ponerte en contacto con tus representantes locales para expresarles tus puntos de vista. Una opción recomendable de consulta es http://www.energyaction.net/main/, el sitio de una coalición de más de 40 organizaciones de Norteamérica que se ocupan de orientar a los jóvenes en el uso de energía limpia.
- **Voluntariado:** Unirse a los esfuerzos básicos para cambiar el mundo es el comienzo de todo. Puedes trabajar como voluntario en proyectos de tu plantel educativo y comunidad para mejorar el ambiente.
- **Haz que tu voto cuente:** Investiga lo que ofrecen los candidatos a cargos públicos y sus antecedentes relacionados con asuntos de conservación; considera esta información al hacer tu elección de voto.
- **Educa:** Por medio de tus palabras y acciones, comparte tu preocupación por la sustentabilidad con tu familia, amigos y comunidad. Escribe cartas al editor del periódico local o de tu escuela, a los hombres de negocios de la localidad y a los funcionarios del gobierno. Investiga la forma en que tu escuela puede economizar energía, recluta a otros estudiantes interesados en la conservación y procura dar a conocer a los demás cómo es posible hacer cambios positivos.
- **Reduce el crecimiento poblacional:** Considera las consecuencias de la enorme expansión de la población humana cuando pienses en cuántos hijos vas a tener. Por ejemplo, la adopción permite a la gente tener familias grandes, al tiempo que se contribuye al bienestar de la humanidad y del ambiente.

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

29.1 ¿Qué es la biodiversidad y por qué debemos cuidarla?
La biodiversidad incluye la diversidad genética, la diversidad de especies y la diversidad de interacciones comunitarias. Es una fuente de bienes, como alimento, combustible, materiales de construcción y medicamentos. La biodiversidad hace posibles los servicios del ecosistema, como la formación del suelo, la purificación del agua, el control de las inundaciones, la moderación del clima, el suministro de reservas genéticas y oportunidades para la recreación. La nueva disciplina llamada economía ecológica intenta medir la contribución de los bienes del ecosistema y los servicios a la economía, y estima los costos de perderlos como consecuencia de un desarrollo no sustentable.

29.2 ¿Está disminuyendo la biodiversidad de la Tierra?
Las comunidades naturales tienen antecedentes de una baja tasa de extinciones. Muchos biólogos piensan que las actividades humanas actualmente están causando una extinción masiva, lo que incrementa la tasa de extinciones por un factor de 100 a 1000. Cerca de 15,600 plantas y animales ahora están en peligro de extinción.

29.3 ¿Cuáles son las principales amenazas contra la biodiversidad?
El uso de los recursos naturales por parte de los seres humanos ha excedido la capacidad de la Tierra para reabastecerse de lo que se toma de ella. Al excederse la biocapacidad de la Tierra, se está dañando su capacidad para sustentar la vida futura. Las amenazas principales para la biodiversidad incluyen la destrucción del hábitat y la fragmentación que se producen cuando los seres humanos utilizan los ecosistemas; la sobreexplotación de animales salvajes y plantas silvestres que sobrepasa su capacidad de regeneración; la contaminación, incluido el calentamiento global; y la introducción de especies invasoras.

Web tutorial 30.1 Destrucción y fragmentación del hábitat

29.4 ¿Cómo puede ayudar la biología de la conservación a preservar la biodiversidad?
La biología de la conservación trata de identificar la diversidad de la vida, explorar el efecto de las actividades humanas sobre los ecosistemas naturales y aplicar este conocimiento para preservar las especies y fomentar la supervivencia de las comunidades sanas y autosustentables. Está basada en la premisa de que la biodiversidad tiene un valor intrínseco. La biología de la conservación integra el conocimiento de muchas ramas de la ciencia y requiere de los esfuerzos de funcionarios del gobierno, abogados especializados en asuntos ambientales, organizaciones dedicadas a la conservación y, lo que es más importante, de los individuos. Los esfuerzos para la conservación incluyen establecer reservas para la vida salvaje conectadas por corredores, con la finalidad de preservar las comunidades funcionales y las poblaciones autosustentables.

29.5 ¿Por qué la sustentabilidad es la clave de la preservación?
El desarrollo sustentable satisface las necesidades del presente sin comprometer el futuro. Requiere que la gente mantenga la biodiversidad, recicle la materia prima y dependa de los recursos renovables. Las reservas de la biosfera favorecen la conservación y el desarrollo sustentable. Es crucial un cambio hacia la agricultura sustentable para conservar los suelos y el agua, disminuir la contaminación y el uso de la energía, así como preservar la biodiversidad.

El crecimiento de la población humana no es sustentable y está conduciendo a la desaparición de los recursos más allá de la capacidad de la naturaleza para reabastecerse. Debemos coordinar nuestra población con la capacidad de la Tierra para sustentarnos, dejando espacio y recursos para todas las formas de vida. Los individuos deben hacerse responsables de los cambios y reducir el consumo de los recursos de forma que no se excedan de lo que la Tierra puede suministrar.

TÉRMINOS CLAVE

biocapacidad *pág. 609*
biodiversidad *pág. 604*
biología de la conservación *pág. 604*
corredores para la vida salvaje *pág. 616*
desarrollo sustentable *pág. 617*
especies amenazadas *pág. 608*
especies en peligro crítico de extinción *pág. 608*
especies en peligro de extinción *pág. 608*
especies vulnerables *pág. 608*
extinción masiva *pág. 607*
fragmentación del hábitat *pág. 611*
huella ecológica *pág. 609*
población mínima viable (PMV) *pág. 612*
reservas de la biosfera *pág. 618*
reservas núcleo *pág. 615*
sembrar sin labrar *pág. 619*
servicios del ecosistema *pág. 604*
sobreexplotación *pág. 612*

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Define la biología de la conservación. ¿Cuáles son algunas de las disciplinas que abarca, y cómo contribuye cada una de ellas?
2. ¿Cuáles son los tres niveles diferentes de la biodiversidad y por qué es importante cada uno?
3. ¿Qué es la economía ecológica? ¿Por qué es importante?
4. Haz una lista de los tipos de bienes y servicios que ofrecen los ecosistemas naturales.
5. ¿Cuáles son los cuatro tipos de amenazas específicas a la biodiversidad que se describieron en este capítulo? Da un ejemplo de cada uno.
6. ¿Por qué el proyecto TAMAR es un buen modelo para la conservación de las tortugas y el desarrollo sustentable?
7. ¿Cómo puede ayudar a preservar la vida salvaje en Estados Unidos la importación de café cultivado de manera rústica en Latinoamérica?
8. ¿Qué es la cacería furtiva? ¿Qué tipos de animales están particularmente en peligro por causa de ésta? ¿Qué tipos de desarrollo la promueven? ¿Qué factores impulsan este desarrollo?
9. ¿Qué tipos de evidencia apoyan la hipótesis de que el lobo es una especie clave en el Parque Nacional Yellowstone?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. ¿Cuáles son los fundamentos éticos de la biología de la conservación? ¿Estás de acuerdo con ellos? ¿Por qué?
2. Haz una lista de las razones por las que las huellas ecológicas de los residentes de Estados Unidos son, por mucho, las más grandes del mundo. Al analizar tu propia vida, ¿cómo podrías reducir el tamaño de tu huella ecológica? ¿Cómo se extiende en los trópicos la huella ecológica de los residentes de Estados Unidos?
3. Busca y describe algunos ejemplos de la destrucción del hábitat, de la contaminación y de especies invasoras en la región que está alrededor de tu hogar o del lugar donde estudias. Pronostica cómo lo anterior podría afectar a poblaciones locales específicas de animales y plantas nativos.
4. Identifica una población suburbana densa cerca de tu hogar o escuela. Rediséñala para que sea sustentable (esto podría ser un buen proyecto en equipo).
5. ¿Cuáles son los argumentos económicos que podrían esgrimir los agricultores convencionales contra el cambio hacia las técnicas de cultivo de productos orgánicos y otras técnicas agrícolas sustentables? ¿Cuáles serían las ventajas para los agricultores? ¿Cómo afecta esto a los consumidores?
6. Algunos funcionarios del gobierno de Estados Unidos están fomentando el uso de combustibles biológicos (gasolina complementada con aceite de palma o de soya, o etanol) para disminuir la dependencia de las importaciones de petróleo. Discute el uso de los combustibles biológicos desde tantos puntos de vista como sea posible.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Daly, H. E. "Economics in a Full World". *Scientific American*, septiembre de 2005. Debemos pensar en nuevas formas de desarrollar una economía sustentable.

Fitzpatrick, J. W. *et al.* "Ivory-billed Woodpecker (*Campephilus principalis*) Persists in Continental North America". *Science,* 3 de junio de 2005. El artículo de la investigación original que informa sobre el redescubrimiento del pájaro carpintero de pico color marfil.

Graham-Rowe, D. y Holmes, B. "Goodbye Cruel World". *New Scientist*, 20 de noviembre de 2004. La pérdida de las especies está correlacionada con el crecimiento de la población humana y la cacería furtiva.

Graham-Rowe, D. y Holmes, B. "The World Can't Go on Living Beyond Its Means". *New Scientist*, 2 de abril de 2005. De acuerdo con la *Evaluación del ecosistema del milenio*, publicado en 2005, aproximadamente el 60 por ciento de los servicios de los ecosistemas están sufriendo degradación.

Groom, M. J., Meffe, G. K. y Carroll, C. R. *Principles of Conservation Biology*, tercera edición, Sinauer Associates, 2006. Un texto de introducción que ofrece una cobertura amplia y diversa de esta disciplina de rápido desarrollo.

Levy, S. "A Top Dog Takes Over". *National Wildlife*, agosto/septiembre de 2004. Explora el efecto de largo alcance de la reintroducción del lobo en el Parque Nacional Yellowstone.

Lovins, A. "More Profit with Less Carbon". *Scientific American*, septiembre de 2005. El ahorro en el consumo de energía permite ahorrar dinero al consumidor, aumentar las utilidades de los negocios y disminuir el calentamiento global.

Milius, S. "Comeback Bird". *Science News*, 11 de junio de 2005. La asombrosa historia del redescubrimiento del pájaro carpintero de pico color marfil.

Musser, G. "The Climax of Humanity". *Scientific American*, septiembre de 2005. Nuestras elecciones durante las siguientes décadas podrían conducirnos a un desarrollo sustentable o a un colapso ambiental.

Pimm, S. L. "Sustaining the Variety of Life". *Scientific American*, septiembre de 2005. Cómo salvar la biodiversidad dentro del presupuesto.

Tangley, L. "Out of Sync". *National Wildlife,* abril/mayo de 2005. El calentamiento global está alterando los ciclos vitales de muchos animales y plantas.

APÉNDICE I

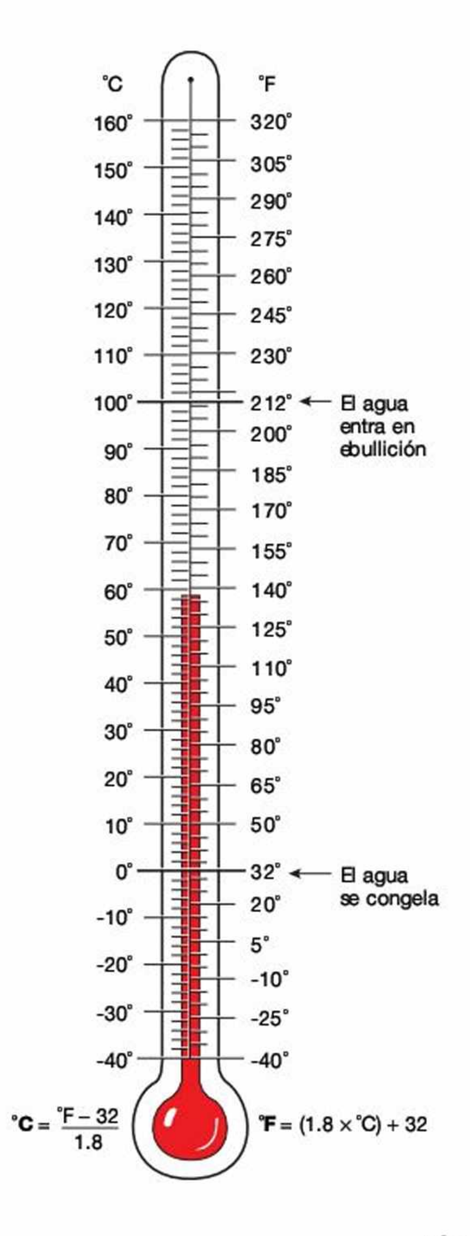
Conversiones del sistema métrico

Para convertir unidades métricas:	Multiplica por:	Para obtener el equivalente en el sistema inglés:
	Longitud	
centímetros (cm)	0.3937	pulgadas (in)
metros (m)	3.2808	pies (ft)
metros (m)	1.0936	yardas (yd)
kilómetros (km)	0.6214	millas (mi)
	Área	
centímetros cuadrados (cm^2)	0.155	pulgadas cuadradas (in^2)
metros cuadrados (m^2)	10.7639	pies cuadrados (ft^2)
metros cuadrados (m^2)	1.1960	yardas cuadradas (yd^2)
kilómetros cuadrados (km^2)	0.3831	millas cuadradas (mi^2)
hectáreas (ha) (10,000 m^2)	2.4710	acres (a)
	Volumen	
centímetros cúbicos (cm^3)	0.06	pulgadas cúbicas (in^3)
metros cúbicos (m^3)	35.30	pies cúbicos (ft^3)
metros cúbicos (m^3)	1.3079	yardas cúbicas (yd^3)
kilómetros cúbicos (km^3)	0.24	millas cúbicas (mi^3)
litros (L)	1.0567	cuartos de galón (qt), EUA
litros (L)	0.26	galones (gal), EUA
	Masa	
gramos (g)	0.03527	onzas (oz)
kilogramos (kg)	2.2046	libras (lb)
toneladas métricas (t)	1.10	toneladas (tn), EUA
	Rapidez	
metros/segundo (m/s)	2.24	millas/hora (m/h)
kilómetros/horas (km/h)	0.62	millas/hora (m/h)

Para convertir unidades inglesas:	Multiplica por:	Para obtener el equivalente en el sistema métrico:
	Longitud	
pulgadas (in)	2.54	centímetros (cm)
pies (ft)	0.3048	metros (m)
yardas (yd)	0.9144	metros (m)
millas (mi)	1.6094	kilómetros (km)
	Área	
pulgadas cuadradas (in^2)	6.45	centímetros cuadrados (cm^2)
pies cuadrados (ft^2)	0.0929	metros cuadrados (m^2)
yardas cuadradas (yd^2)	0.8361	metros cuadrados (m^2)
millas cuadradas (mi^2)	2.5900	kilómetros cuadrados (km^2)
acres (a)	0.4047	hectáreas (ha) (10,000 m^2)
	Volumen	
pulgadas cúbicas (in^3)	16.39	centímetros cúbicos (cm^3)
pies cúbicos (ft^3)	0.028	metros cúbicos (m^3)
yardas cúbicas (yd^3)	0.765	metros cúbicos (m^3)
millas cúbicas (mi^3)	4.17	kilómetros cúbicos (km^3)
cuartos de galón (qt), EUA	0.9463	litros (L)
galones (gal), EUA	3.8	litros (L)
	Masa	
onzas (oz)	28.3495	gramos (g)
libras (lb)	0.4536	kilogramos (kg)
toneladas (tn), EUA	0.91	toneladas métricas (t)
	Rapidez	
millas/hora (mi/h)	0.448	metros/segundo (m/s)
millas/hora (mi/h)	1.6094	kilómetros/hora (km/h)

Prefijos métricos

Prefijo		Significado	
giga-	G	$10^9 =$	1,000,000,000
mega-	M	$10^6 =$	1,000,000
kilo-	k	$10^3 =$	1000
hecto-	h	$10^2 =$	100
deca-	da	$10^1 =$	10
		$10^0 =$	1
deci-	d	$10^{-1} =$	0.1
centi-	c	$10^{-2} =$	0.01
mili-	m	$10^{-3} =$	0.001
micro-	μ	$10^{-6} =$	0.000001



APÉNDICE II

Clasificación de los principales grupos de organismos*

Dominio	Reino	Filum	Nombre común
Bacteria			**bacterias**
(procariotas, peptidoglicano en la pared celular)			
Archaea			**arqueas**
(procariotas, sin peptidoglicano en la pared celular)			
Eukarya		Rhodophyta	algas rojas
(eucariotas)		Chlorophyta	algas verdes
		euglénidos	euglenids
		foraminíferos	forams
	Excavata		**excavados**
		parabasálidos	parabasalids
		diplomónadas	diplomonads
	Amoebozoa		**amebozoos**
		Gymnamoebae	amibas lobosas
		Acrasiomycota	mohos deslizantes celulares
	Alveolata		**alveolados**
		Apicomplexa	esporozoos
		Pyrrophyta	dinoflagelados
		Ciliophora	ciliados
	Stramenopila		**estramenópilos**
		Oomycota	mohos acuáticos
		Phaeophyta	algas pardas
		Bacillariophyta	diatomeas
	Plantae		**plantas**
	(multicelulares, fotosintetizadores)	Bryophyta	musgos
		Pteridophyta	helechos
		Coniferophyta	plantas perennifolias
		Anthophyta	plantas con flor
	Fungi		**hongos**
	(multicelulares, heterótrofos,	Chytridiomycota	quítridos
	absorben nutrimentos)	Zygomycota	zigomicetos
		Ascomycota	hongos de saco
		Basidiomycota	hongos de clava
	Animalia		**animales**
	(multicelulares, heterótrofos,	Porifera	esponjas
	ingieren nutrimentos)	Cnidaria	hidras, anémonas de mar, medusas y corales
		Ctenophora	ctenóforos
		Platyhelminthes	gusanos planos
		Nematoda	gusanos cilíndricos
		Annelida	gusanos segmentados
		Oligochaeta	lombrices de tierra
		Polychaeta	gusanos tubulares
		Hirudinea	sanguijuelas
		Arthropoda	artrópodos ("patas articuladas")
		Insecta	insectos
		Arachnida	arañas, garrapatas
		Myriapoda	milpiés y ciempiés
		Crustacea	cangrejos, langostas
		Mollusca	moluscos ("de cuerpo blando")
		Gastropoda	caracoles
		Pelecypoda	mejillones, almejas
		Cephalopoda	calamares, pulpos
		Echinodermata	estrellas de mar, erizos y pepinos de mar
		Chordata	cordados
		Urochordata	tunicados
		Cephalochordata	pez espada
		Myxini	mixinos
		Vertebrata	vertebrados
		Pertromyzontiformes	lampreas
		Chondrichthyes	tiburones, rayas
		Actinopterygii	peces óseos
		Actinistia	celacantos
		Dipnoi	peces pulmonados
		Amphibia	ranas, salamandras
		Reptilia	tortugas, serpientes, lagartos,
			cocodrilos y aves
		Mammalia	mamíferos

* Esta tabla muestra sólo las categorías taxonómicas que se describen en el texto.

APÉNDICE III
Vocabulario de biología: raíces, prefijos y sufijos de uso común

La biología contiene un extenso vocabulario, a menudo derivado de los idiomas griego y latín. Por eso, en vez de tener que memorizar cada palabra como si fuera parte de un nuevo idioma, es más recomendable descubrir el significado de los nuevos términos a partir de las raíces, los prefijos y los sufijos de uso común en biología. A continuación incluimos los significados más comunes empleados en biología dejando a un lado las traducciones literales del griego o el latín. Para cada vocablo que aparece en la lista se da la siguiente información: significado, función de la palabra (si es raíz, prefijo o sufijo) y un ejemplo de su uso en biología.

a–, an–, e–: sin, carencia de (prefijo); *abiótico*, sin vida.

acro–: cima, lo más alto (prefijo); *acrosoma*, vesícula de enzimas en la punta de un espermatozoide.

ad–: a (prefijo); *adhesión*, propiedad de adherirse a algo.

alo–: otro (prefijo); *alopátrico* (literalmente, "patria diferente"), restringido a regiones diferentes.

anfi–: ambos, doble, dos (prefijo); *anfibio*, clase de vertebrados que generalmente tienen dos etapas vitales (acuática y terrestre; por ejemplo, un renacuajo y una rana adulta.)

andro: hombre, masculino (raíz); *andrógeno*, una hormona masculina como la testosterona.

antero–: al frente (prefijo o raíz); *anterior*, hacia el frente de.

anti–: contra (prefijo); *antibiótico* (literalmente "contra la vida"), una sustancia que mata las bacterias.

apic–: cima, lo más alto (prefijo); *meristemo apical*, conglomerado de células en división en la punta del vástago o la raíz de una planta.

artro–: articulación (prefijo); *artrópodo*, animales como las arañas, cangrejos e insectos, con exoesqueletos que incluyen patas articuladas.

–asa: enzima (sufijo); *proteasa*, enzima que digiere proteínas.

auto–: mismo (prefijo); *autotrófico,* que se alimenta a sí mismo (por ejemplo, los organismos fotosintéticos).

bi–: dos (prefijo); *bípedo*, que tiene dos pies.

bio: vida (raíz); *biología*, el estudio de la vida.

blast: yema, precursor (raíz); *blástula*, etapa embrionaria del desarrollo, esfera hueca de células.

bronco–: tráquea (raíz); *bronquio*, ramificación de la tráquea que va al pulmón.

carcin, –o: cáncer (raíz); *carcinogénesis*, el proceso de desarrollar cáncer.

cardio: corazón (raíz); *cardiaco*, referente al corazón.

carni–: carne (prefijo o raíz); *carnívoro*, animal que se alimenta de otros a nimales.

centi–: un centésimo (prefijo); *centímetro*, unidad de longitud equivalente a la centésima parte de un metro.

cefalo–: cabeza (prefijo o raíz); *cefalización*, tendencia a localizar el sistema nervioso principalmente en la cabeza.

–cida: exterminador (sufijo); *pesticida*, sustancia química que aniquila a las "pestes" (por lo general, insectos).

cloro–: verde (prefijo o raíz); *clorofila*, en las plantas, el pigmento verde que absorbe la luz.

condro–: cartílago (prefijo); clase *Chondrichthyes* de vertebrados, incluidos los tiburones y las mantas, con esqueleto formado de cartílago.

cromo–: (prefijo o raíz); *cromosoma*, estructura filamentosa de DNA y proteína en el núcleo de una célula (*cromosoma,* literalmente significa "cuerpo coloreado," porque los cromosomas absorben algo de los tintes empleados comúnmente en la microscopía).

–clasto: romper, disolver (raíz o sufijo); *osteoclasto*, célula que disuelve el hueso.

co–: con o junto con (prefijo); *cohesión*, propiedad de reunirse o adherirse.

celo–: cavidad (prefijo o raíz); *celoma*, la cavidad corporal que separa los órganos internos de la pared corporal.

contra–: contra (prefijo); *contracepción*, acto que evita la concepción (o embarazo).

corteza (*córtex*): tronco, capa exterior (raíz); *corteza,* capa externa del riñón.

cráneo–: cabeza (prefijo o raíz); *craneocerebral,* perteneciente al cráneo y el cerebro.

cuad–, cuatri–: cuatro (prefijo); *estructura cuaternaria*, el "cuarto nivel" de la estructura proteínica en la cual las múltiples cadenas peptídicas forman una estructura tridimensional compleja.

cuti: piel (raíz); *cutícula*, cubierta exterior de una hoja.

cito–: célula (raíz o prefijo); *citocinina*, hormona vegetal que promueve la división celular.

des–: desde, remover (prefijo); *descomponedor*, organismo que desdobla (o descompone) la materia orgánica.

dendron–: en forma de árbol, ramificado (raíz); *dendritas*, estructuras que se ramifican a partir de las células nerviosas.

derma: piel, capa (raíz); *ectodermo*, la capa celular más externa del embrión.

deutero–: segundo (prefijo); *deuterostoma* (literalmente, "segunda abertura"), animal en el cual el celoma se deriva del intestino.

di–: dos (prefijo); *dicotiledónea*, angiosperma con dos cotiledones en la semilla.

diplo–: ambos, doble, dos (prefijo o raíz); *diploide*, que tiene pares de cromosomas homólogos.

dis–: difícil, doloroso (prefijo); *disfunción*, incapacidad para funcionar adecuadamente.

ecto–: afuera (prefijo); *ectodermo*, la capa más externa del embrión de los animales.

–elo: pequeño, chico (sufijo); *organelo* (literalmente, "órgano pequeño"), estructura subcelular que lleva a cabo una función específica.

endo–: dentro, interior (prefijo); *endocrino*, perteneciente a una glándula que secreta hormonas dentro del organismo.

epi–: fuera, exterior (prefijo); *epidermis*, la capa más externa de la piel.

equi–: igual (prefijo); *equidistante*, la misma distancia.

eritro–: rojo (prefijo); *eritrocito*, glóbulo rojo.

escler–, esclero–: duro, resistente (prefijo); *esclerénquima*, tipo de célula vegetal con una pared celular gruesa y dura.

esperma–, espermato–: semilla (raíz, por lo general); *gimnosperma*, tipo de planta que produce una semilla que no está encerrada en un fruto.

estasis– esta–: estacionario, fijo (sufijo o prefijo); *homeóstasis*, proceso fisiológico por medio del cual se mantienen constantes las condiciones internas a pesar de los cambios ambientales externos.

estoma: boca, orificio (prefijo o raíz); *estoma,* el poro ajustable en la superficie de una hoja que permite la entrada del dióxido de carbono.

eu–: verdadero, bueno (prefijo); *eucariótico*, perteneciente a una célula con núcleo verdadero.

ex– (o exo–): fuera de (prefijo); *exocrino*, perteneciente a una glándula que secreta una sustancia (por ejemplo, sudor) hacia el exterior del organismo.

extra–: fuera de (prefijo); *extracelular*, fuera de la célula.

fago–: comer (prefijo o raíz); *fagocito*, célula que come otras células (por ejemplo, algunos tipos de glóbulos rojos).

–fer: contener, llevar (sufijo); *conífera*, árbol que contiene conos.

filo–: amar (prefijo o sufijo); *hidrófilo* (literalmente, "amante del agua"), perteneciente a una molécula soluble en agua.

filo: hoja (raíz o sufijo); *clorofila*, pigmento verde que absorbe la luz en una hoja.

fito–: planta (raíz o sufijo); *gametofito* (literalmente, "planta gameto"), etapa en el ciclo vital de una planta en la que se producen gametos.

fobo–, –fobo: temer (prefijo o sufijo); *hidrófobo* (literalmente, "temor al agua"), perteneciente a una molécula insoluble en agua.

gastro–: estómago (prefijo o raíz); *gástrico*, perteneciente al estómago.

gen: producir (prefijo, sufijo o raíz); *antígeno*, sustancia que causa que el organismo produzca anticuerpos.

gine–: femenino (prefijo o raíz); *ginecología*, el estudio del tracto reproductor femenino.

haplo–: solo, individual (prefijo); *haploide*, que posee una sola copia de cada tipo de cromosoma.

hemo– (o hemato–): sangre (prefijo o raíz), *hemoglobina*, molécula de los glóbulos rojos que contiene oxígeno.

hemi–: mitad (prefijo); *hemisferio*, una de las mitades del cerebro.

hetero–: otro (prefijo); *heterotrófico*, organismo que se alimenta de otros organismos.

hom–, homo–, homeo–: lo mismo (prefijo); *homeostasis*, mecanismo que permite mantener constantes las condiciones internas de un organismo ante las condiciones externas cambiantes.

hidro–: agua (generalmente prefijo); *hidrofílico*, que es atraído por el agua.

hiper–: sobre, mayor que (prefijo); *hiperosmótico*, que tiene mayor fuerza osmótica (por lo general con una mayor concentración de soluto).

hipo–: debajo, menor que (prefijo); *hipodermis*, debajo de la piel.

inter–: entre (prefijo); *interneurona*, neurona que recibe información de una (o más) neuronas y la envía a otra neurona (o a muchas más).

intra–: dentro (prefijo); *intracelular*, se refiere a un suceso o sustancia dentro de la célula.

iso–: igual (prefijo); *isotónico*, perteneciente a una disolución que tiene la misma fuerza osmótica que otra.

–itis: inflamación (sufijo); *hepatitis*, inflamación (o infección) del hígado.

leuco–: blanco (prefijo); *leucocito*, glóbulo blanco.

lipo–: grasa (prefijo o raíz); *lípido*, categoría química a la cual pertenecen las grasas, los aceites y los esteroides.

–logos: estudio de (sufijo); *biología*, el estudio de la vida.

–lisis: aflojar, separar (raíz o sufijo); *hidrólisis*, descomposición del agua.

macro–: grande (prefijo); *macrófago*, glóbulo blanco grande que destruye las células invasoras extrañas.

médula: médula, sustancia intermedia (raíz); *médula renal*, capa interior del riñón.

mero: segmento, sección corporal (sufijo); *sarcómero*, unidad funcional de una célula muscular del esqueleto de un vertebrado.

meso–: mitad (prefijo); *mesófilo*, capas intermedias de células en una hoja.

meta–: cambio, después de (prefijo); *metamorfosis*, cambio en la forma de un cuerpo (por ejemplo, de larva a una forma adulta).

micro–: pequeño (prefijo); *microscopio*, aparato que permite observar objetos diminutos.

mili–: un milésimo (prefijo); *milímetro*, unidad de medida de longitud equivalente a la milésima parte de un metro.

mito–: filamento (prefijo); *mitosis*, división celular (en la cual los cromosomas parecen cuerpos filamentosos).

mono–: uno, único (prefijo); *monocotiledónea*, tipo de angiosperma con un solo cotiledón en la semilla.

morfo–: forma, configuración (prefijo o raíz); *polimorfo*, que tiene múltiples formas.

multi–: muchos (prefijo); *multicelular*, perteneciente a un cuerpo compuesto por más de una célula.

mio–: músculo (prefijo); *miofibrilla*, filamento de proteína en las células musculares.

neo–: nuevo (prefijo); *neonatal*, aquello que se relaciona con un recién nacido.

nefro–: riñón (prefijo o raíz); *nefrona*, unidad funcional del riñón de mamífero.

neumo–: pulmón (raíz); *neumonía*, enfermedad del pulmón.

neuro–: nervio (prefijo o raíz); *neurona*, célula nerviosa.

oligo–: pocos (prefijo); *oligómero*, molécula formada de pocas subunidades (véase también *poli*).

omni–: todo (prefijo); *omnívoro*, animal que come tanto plantas como animales.

oo–, ov–, ovo–: huevo (prefijo); *ovocito*, una de las etapas del desarrollo de un huevo.

ops–: vista, visión (prefijo o raíz); *opsina*, parte proteínica del pigmento que absorbe la luz en el ojo.

opso–: alimento sabroso (prefijo o raíz); *opsonización*, proceso por medio del cual los anticuerpos facilitan a los glóbulos blancos fagocitar a las bacterias.

–osis: condición o enfermedad (sufijo); *aterosclerosis*, enfermedad en la cual las paredes arteriales se engruesan y se endurecen.

osteo–: hueso (prefijo o raíz); *osteoporosis*, enfermedad en la cual los huesos se vuelven esponjosos y frágiles.

pater–: padre (generalmente raíz); *paternal*, relacionado con el padre.

pato–: enfermedad (prefijo o raíz); *patología*, el estudio de la enfermedad y del tejido enfermo.

–patía: enfermedad (sufijo); *neuropatía*, enfermedad del sistema nervioso.

peri–: alrededor (prefijo); *periciclo*, la capa de células más externa del cilindro vascular de la raíz de una planta.

–plasma: sustancia formada (raíz o sufijo); *citoplasma*, material que está en el interior de la célula.

ploide: cromosomas (raíz); *diploide*, que tiene cromosomas apareados.

–pod: pie (raíz o sufijo); *gastrópodo* (literalmente, "pie–estómago"), una clase de moluscos, principalmente caracoles, que reptan sobre su superficie ventral.

poli–: muchos (prefijo); *polisacárido*, un polímero carbohidrato compuesto de muchas subunidades de azúcares.

post–, postero–: detrás de (prefijo); *posterior*, perteneciente a la parte trasera.

pre–, pro–: antes, al frente de (prefijo); *mecanismo de aislamiento del pre–apareamiento*, mecanismo que evita el flujo de genes entre las especies e impide el apareamiento (por ejemplo, tener rituales o temporadas de apareamiento diferentes).

prim–: primero (prefijo); *pared celular primaria*, la primera pared celular formada entre las células de la planta durante la división celular.

pro–: antes (prefijo); *procariótica*, perteneciente a una célula sin núcleo (que evolucionó antes del desarrollo del núcleo).

proto–: primero (prefijo); *protocélula*, ancestro evolutivo hipotético de la célula primitiva.

pseudo–, seudo–: falso (prefijo); *pseudópodo* o *seudópodo* (literalmente, "falso pie"), extensión de la membrana plasmática por medio de la cual algunas células, como la amiba, se mueven y capturan la presa.

ren–: riñón (raíz); *adrenal*, glándula adherida al riñón en los mamíferos.

retro–: hacia atrás (prefijo); *retrovirus*, virus que usa el RNA como su material genético; este RNA debe copiarse "hacia atrás" del DNA durante la infección de una célula por el virus.

sarco–: músculo (prefijo); *retículo sarcoplásmico*, retículo endoplásmico modificado que almacena calcio y que se encuentra en las células musculares.

semi–: mitad (prefijo); *duplicación semiconservadora*, mecanismo de duplicación del DNA, por el cual una cadena de la doble hélice del DNA original se llega a incorporar en la nueva doble hélice del DNA.

–soma–, somato–: cuerpo (prefijo o sufijo); *sistema nervioso somático*, parte del sistema nervioso periférico que controla los músculos esqueléticos que mueven al cuerpo.

sub–: abajo, debajo de (prefijo); *subcutáneo*, debajo de la piel.

sim–: igual, el mismo (prefijo); *simpátrico* (literalmente, "el mismo padre"), que se encuentra en la misma región.

testis: testigo (raíz); *testísculos*, órgano reproductor masculino (palabra derivada de la costumbre en la antigua Roma de que solamente los hombres podían ser testigos (*testis*) ante la ley; *testimonio* tiene la misma raíz.

termo–: calor (prefijo o raíz); *termorregulación*, proceso por el cual se regula la temperatura corporal.

trans–: a través (prefijo); *transgénico*, que tiene genes de otro organismo (generalmente de otra especie); los genes se movieron "a través" de especies.

tri–: tres (prefijo); *triploide*, que tiene tres copias de cada cromosoma homólogo.

trofo: alimento, nutriente (raíz); *autótrofo*, que se alimenta a sí mismo (por ejemplo, los organismos fotosintéticos).

–tropo: cambio, giro (sufijo); *fototropismo*, proceso por el cual las plantas se orientan hacia la luz.

ultra–: más allá (prefijo); *ultravioleta*, luz con longitudes de onda más allá del violeta.

uni–: uno (prefijo); *unicelular*, organismo compuesto de una sola célula.

vita: vida (raíz); *vitamina*, molécula indispensable en la dieta para preservar la vida.

–voro: comer (raíz, por lo general); *herbívoro*, animal que se alimenta de plantas.

zoo–: animal (raíz, por lo general); *zoología*, el estudio de los animales.

APÉNDICE IV
Historia de la biología

En este apartado se describirán, brevemente, los primeros esbozos de la historia de la biología; además, se mencionarán nombres de naturalistas y científicos que han contribuido con sus conocimientos para entender el desarrollo de esta ciencia.

Los primeros conocimientos biológicos se dieron en la prehistoria, cuando el hombre primitivo, debido a la urgencia de cubrir sus necesidades de alimentación, vestido y salud, tuvo que interaccionar con diferentes animales y plantas, por su condición de cazador y recolector. Asimismo, tuvo que conocer el comportamiento de ciertos animales para cazarlos, tomar su carne para alimentarse y sus pieles para cubrirse del frío; también aprendió a reconocer las plantas que recolectaba para su alimentación o curar enfermedades. Los dibujos de animales hechos por los hombres en cuevas y cavernas son una prueba de los escasos conocimientos que había acerca de los seres con los que interactuaban.

La cultura china quizá sea la primera civilización que mostró cierto interés por la biología, ya que hay testimonios escritos que indican algo sobre los conocimientos biológicos de esa época. Por ejemplo, en aquel entonces ya se cultivaba el gusano productor de seda, que servía para elaborar tejidos de dicha fibra; y había tratados de medicina en los cuales se describía a plantas y animales con propiedades para curar ciertas enfermedades.

La cultura egipcia tenía conocimientos agrícolas, así como de anatomía animal y humana, gracias a las técnicas de embalsamamiento que practicaban. Lo que sabían los egipcios sobre plantas y animales les permitió desarrollar jardines botánicos y zoológicos, lo cual indica un gran interés por las ciencias naturales.

Fue en Grecia donde la biología se originó como pensamiento organizado. De esta cultura se mencionarán naturalistas destacados como Tales y Anaximandro de Mileto, quienes establecieron los principales aspectos del conocimiento biológico. Anaximandro, además, escribió aspectos sobre la adaptación biológica de los organismos y el origen común de los mismos, el cual, según él, es el agua.

A Hipócrates, uno de los más destacados sabios griegos, se le considera el padre de la biología científica y de la medicina. Fue creador de una teoría general sobre la materia viva; asimismo, escribió un conjunto de tratados médicos donde describió aspectos relacionados con la medicina, la fisiología, la embriología y la anatomía.

Demócrito (406-360 a.C.) clasificó a los animales en dos grupos: los que tenían sangre y los que no. De igual manera, estableció las bases biológicas cuyo desarrollo incidirá en las diversas disciplinas de las ciencias naturales.

Aristóteles (384-322 a.C.) escribió tratados sobre embriogénesis, anatomía y botánica. También estudió la morfología y el comportamiento de un gran número de animales, por lo que se le considera el padre de la zoología. Además de considerar que las especies eran fijas, es decir, no cambiaban, creó el primer sistema de clasificación de los animales.

Teofrasto (372- 287 a.C.), discípulo de Aristóteles, desarrolló trabajos de plantas y escribió una serie de libros sobre botánica titulada *La historia de las plantas*, donde analizó los fenómenos de la polinización y el desarrollo de las semillas.

En el Imperio Romano se desarrollaron la zoología y la botánica, gracias a las aplicaciones a la ganadería y a la agricultura.

Entre los hombres romanos destacados se encuentra Plinio el Viejo (23-79 d.C.), quien escribió una compilación a la cual llamó *Historia natural*, en donde hizo descripciones zoológicas y destacó la idea de que la naturaleza existía para satisfacer las necesidades del hombre.

Además, Galeno (129-199 d.C.), quien estudió medicina y realizó disecciones con animales, escribió teorías sobre el funcionamiento del cuerpo humano, conocimientos que tuvieron una gran influencia en la medicina. A este personaje se le consideró la autoridad más importante en medicina y anatomía de su tiempo.

La biología en la Edad Media

El declive del Imperio Romano condujo a la desaparición o destrucción de gran parte del conocimiento que hasta entonces se había generado. Durante la Edad Media, la ciencia de la biología sufrió un estancamiento.

La biología en el Renacimiento

Durante ese tiempo resurgió el interés por los estudios anatómicos, fisiológicos y de historia natural. Aquellos realizados por Leonardo da Vinci sobre el cuerpo humano y su comparación con el de otros animales son un ejemplo de las aportaciones de tan gran naturalista.

Andreas Vesalius inauguró una nueva era en la medicina con la publicación de su tratado de anatomía humana al cual tituló *De la estructura del cuerpo humano*, obra conformada por siete libros donde se describe de forma más detallada la estructura del cuerpo humano. Uno de sus discípulos, Fallopio, realizó estudios sobre el sistema nervioso y los órganos generativos. Con dichas aportaciones se contribuyó al avance en el campo de la anatomía.

La biología en el siglo xvii

En ese siglo, William Harvey descubrió el mecanismo de la circulación de la sangre. Por otro lado, Francis Bacon propuso su método cualitativo-inductivo para hacer ciencia, mientras Galileo proponía el método "hipotético-deductivo", que fue apoyado y desarrollado más ampliamente por Descartes en su obra *Discurso del método*, en donde el razonamiento va de lo general a lo específico, modo en el cual se inicia la investigación científica con el planteamiento de algunas hipótesis que es posible probar al llevar a cabo experimentos.

Durante este tiempo se construyeron los primeros microscopios, lo que permitió efectuar estudios más detallados y ampliar el campo de la investigación científica relacionada con la biología.

Los hermanos Janssen construyeron el primer microscopio, en 1591, pero corresponde a Galileo ser el autor teórico y el primero en utilizar estos instrumentos para investigación biológica.

El holandés Anton van Leeuwenhoek (1632-1703) fue el primero en observar espermatozoides, bacterias, glóbulos rojos y huevecillos de insectos, lo que hacía con microscopios simples que él mismo construía.

Robert Hooke (1635-1703), al examinar un trozo de corcho, observó una trama fina de pequeñas celdillas rectangulares parecidas a las de un panal de abejas, a las cuales les dio el nombre de células. Por lo anterior, se le considera el primero en utilizar la palabra *célula*.

Francesco Redi (1626-1697) demostró que las larvas de moscas no se originan de manera espontánea a partir de la carne en descomposición.

La biología en el siglo xviii

En el siglo XVIII, la biología se desarrolló como una ciencia experimental. Por otro lado, los estudios en botánica y zoología se basaban en la acumulación de un gran número de observaciones, es decir, no había una nomenclatura de los seres vivos que permitiera un mejor conocimiento de los diferentes grupos de organismos.

El botánico sueco Carl von Linné, conocido como Linneo (1707-1788), estableció una clasificación de las plantas y animales con base en el concepto de especie como un grupo de organismos semejantes, que agrupó en géneros, órdenes y clases. Por lo anterior, propuso la nomenclatura binominal, consistente en asignar a cada organismo, para identificarlo, dos palabras en latín; la primera corresponde al género, y la segunda, a la especie. Ambas, que se deben subrayar, constituyen el nombre científico que es la base de la taxonomía.

John Needham (1713-1781) creía y apoyaba la teoría de la generación espontánea. Él fue quien diseñó un experimento con el cual intentó demostrar que los seres vivos se originaban gracias a una fuerza vital. Para ello, preparó un jugo de cordero y lo hirvió con la finalidad de destruir los gérmenes que se encontraran en dicho preparado. Cabe añadir que en aquel entonces se creía que el calor destruía a los microorganismos. Sin embargo, luego de un tiempo encontró una gran cantidad de pequeños organismos, con lo cual confirmó su teoría.

Lazaro Spallanzani (1729-1799) no creía en el origen espontáneo de los organismos, por lo que rechazó la explicación de Needham. Spallanzani consideraba que los microorganismos estaban en el caldo de cordero antes de que se sellaran los recipientes que Needham utilizó.

Para demostrar que los microorganismos no se originan de forma espontánea, Spallanzani repitió los experimentos de su opositor, aunque tuvo cuidado de sacar el aire de los frascos, sellarlos bien y calentar el caldo durante más tiempo. En tales condiciones no aparecieron microorganismos, por lo que sus experimentos le ayudaron a comprobar que la generación espontánea no existe.

Joseph Priestley (1733-1804) demostró que las plantas producen un gas no tóxico para los animales. Sin embargo, fue Antoine Lavoisier

(1743-1794) quien llamó oxígeno al gas que Priestley descubrió, por lo que se le atribuye el descubrimiento de este gas; además fue Lavoisier quien, con sus estudios, demostró que el oxígeno es necesario para la combustión de los alimentos durante el proceso de la respiración.

El francés Georges Cuvier (1769-1832) dedicó una buena parte de su vida a clasificar y comparar estructuras de diferentes animales, pero también comprendió la relación que hay entre las diferentes partes de un mismo animal, lo que hizo posible deducir la forma del animal a partir de una pequeña muestra de su cuerpo. Cuvier inició el estudio de los huesos fósiles de algunos animales, por lo cual se le considera el padre de la anatomía comparada y el fundador de la paleontología.

En Inglaterra, Erasmus Darwin (1731- 1802), abuelo de Charles Darwin, propuso que los organismos cambian a través del tiempo, pero sin precisar algún mecanismo para explicar tales cambios. Tales ideas posiblemente tuvieron gran influencia en su nieto para que éste, tiempo después, propusiera la teoría de la evolución.

Jean Baptiste de Monet, mejor conocido como Lamarck (1744-1829), fue uno de los primeros en proponer un mecanismo para explicar cómo evolucionan los seres vivos. En 1809 planteó la teoría de la evolución en su libro *Filosofía zoológica*.

Lamarck afirmaba que los cambios que sufrían los organismos eran producto de una necesidad, o un deseo interno, que los llevaría a tener cuerpos más perfectos y, según él, están en función del uso y desuso de sus órganos, lo que dejan como herencia a sus descendientes.

Por ello, la explicación de Lamarck sobre el proceso de evolución se conoce como la teoría del "uso y desuso de los órganos con herencia de características adquiridas".

A Lamarck y a Gottfried Treviranus se les atribuye ser los primeros en utilizar la palabra *biología* para referirse al estudio de los seres vivos.

La biología en el siglo XIX

Durante este siglo, los conocimientos biológicos se acrecentaron y se propusieron las dos teorías que sirven como piedras angulares de la biología actual: la teoría de la evolución, de Charles Darwin y Alfred Russell Wallace, y la teoría celular, de Matthias Schleiden y Theodor Schwann, que fue consolidada por Rudolf Virchow.

Trabajando de manera independiente, Darwin y Wallace propusieron la misma teoría para explicar los cambios que sufren los seres vivos a través del tiempo (evolución). El mecanismo que postulan para explicar dichos cambios es la "selección natural", la cual implica que los organismos presentan ligeras variaciones que hacen que se adapten, de manera diferente, al medio ambiente, por lo que sobrevivirán los más adaptados y tendrán mayor oportunidad de reproducirse para transmitir sus genes a sus descendientes.

Robert Brown, al estudiar en 1831 células de orquídeas, describió por primera vez al núcleo, después de lo cual determinó que todas las células cuentan con dicha estructura celular.

Matthias Schleiden, en 1838, establece que las plantas son organismos formados por células, que son las unidades estructurales y funcionales de los vegetales. Theodor Schwann propone, en 1839, que los animales son organismos formados por un gran número de células, cada una con límites bien definidos.

Ambos científicos, a través de sus estudios, concluyeron los postulados de la teoría celular: la célula es la unidad estructural de los seres vivos; la célula es la unidad funcional de los seres vivos.

En 1858, Rudolf Virchow propuso el tercer postulado: toda célula proviene de otra célula, es decir, las células se forman sólo a partir de células preexistentes. Dicho postulado consolidó la teoría celular de forma definitiva.

Con el perfeccionamiento del microscopio y el empleo de técnicas citológicas se iniciaron análisis más detallados de la morfología y estructura celular. Al respecto, algunos estudios le permitieron a J. Friedich Meischer, en 1869, aislar la sustancia contenida en el núcleo, a la cual llamó *nucleína* (ahora se sabe que dicha sustancia es el DNA). Por otro lado, Walther Flemming, en 1879, identificó la fina malla de material nuclear como cromatina y analizó los movimientos de los cromosomas durante la división celular (mitosis).

Louis Pasteur y Robert Koch descubrieron que un gran número de enfermedades son causadas por microorganismos. Asimismo, Pasteur realizó estudios sobre la fermentación y el proceso de pasteurización; además de proponer el uso de vacunas para prevenir algunas enfermedades. Con ello, también demostró que los organismos no surgen de manera espontánea.

Los estudios realizados por Gregor Mendel, en 1866, con plantas de guisantes, lo llevaron a proponer las leyes de la herencia, con lo cual se constituyeron las bases de la genética. La principal contribución de Mendel fue demostrar cómo se heredan características externas observables (como el color y la textura de la semilla) de padres a hijos, a través de unidades discretas que se distribuyen en cada generación, unidades a las que posteriormente se les dio el nombre de genes.

A Mendel, por sus aportaciones, se le considera el padre de la genética; no obstante, sus trabajos fueron reconocidos 30 años después, a principios del siglo XX.

Con base en investigaciones, hechas en 1900 sobre la fisiología y herencia vegetal, consistentes en cruzar diversas variedades de plantas, el holandés Hugo de Vries llegó a las mismas conclusiones que Mendel. A de Vries se le reconoce también por sus trabajos acerca de las mutaciones, en donde trató de dar una explicación de la evolución de los seres vivos a través de la teoría de las mutaciones.

La biología en el siglo XX

Tuvieron lugar importantes descubrimientos gracias al perfeccionamiento del microscopio, la construcción del primer microscopio electrónico, el uso de la centrífuga y de la ultracentrífuga en estudios de fraccionamiento celular, así como el empleo de técnicas como la autorradiografía, la difracción de rayos X y la cromatografía. Todo ello permitió que los estudios se llevaran a cabo a nivel de estructura celular y molecular.

También se establecieron las bases de la genética molecular, área del conocimiento que estudia el material del cual están hechos los cromosomas. Asimismo, se descubrió que el ácido desoxirribonucleico (DNA) es la molécula responsable de contener la información hereditaria. Por otro lado, en 1953, James Watson y Francis Crick propusieron el modelo de la doble hélice para describir su estructura.

Los estudios efectuados permitieron establecer las bases para comprender cómo y dónde se almacena la información genética, así como los procesos que lleva a cabo la célula para que esa información se exprese; también permitieron identificar las estructuras celulares que participan en dichos procesos.

Por otro lado, los conocimientos en otras áreas de la biología se fueron acrecentando de forma importante, a tal grado que Walter Sutton y Theodor Boveri propusieron la teoría cromosómica de la herencia, que se consolidó con los estudios de Thomas Morgan y sus colaboradores.

Theodosius Dobzhanski, George Simpson, Ernest Mayr, Ledyard Stebbins, Sewall Wright, John Haldane, Ronald Fisher plantearon la teoría sintética de la evolución; Lynn Margulis formuló la teoría endosimbiótica; Alexander Oparin y John Haldane postularon la teoría del origen de la vida por evolución química.

Además, Stanley Miller y Harold Urey realizaron estudios que apoyan la teoría del origen de la vida propuesta por Oparin-Haldane. La ecología "nace" como una ciencia integradora, ya que en sus estudios participan otras áreas del conocimiento; surge la etología, que estudia el comportamiento animal. En fisiología se conoce la participación de las hormonas y de los neurotransmisores en los procesos de comunicación celular. En embriología, los estudios se realizan a niveles más detallados, que permiten comprender los procesos de inducción y diferenciación celular. En bioquímica se inician los estudios para identificar las enzimas que participan en la regulación de las diferentes vías metabólicas.

El siglo XX se caracterizó por un gran aporte de conocimientos en todas las áreas de la biología.

En el presente siglo, la genética molecular es la ciencia biológica con más perspectivas. Con estudios como el del proyecto genoma humano y la aplicación de técnicas de ingeniería genética como la del DNA recombinante, se han explorado algunas áreas de aplicación: la obtención de compuestos químicos modificados genéticamente, el desarrollo de vacunas y la terapia génica, lo que facilita prevenir y tratar diversas enfermedades.

Los estudios en ecología son también importantes, ya que se requiere un mejor conocimiento de los diferentes ecosistemas para hacer uso racional de los recursos naturales con la finalidad de regular la capacidad de la Tierra para sustentar la vida futura, evitar la destrucción de los hábitat que integran a los ecosistemas para preservar las especies y fomentar la supervivencia de las comunidades sanas y autosustentables.

Hasta aquí sólo hemos mencionado a algunos naturalistas y científicos que con sus aportaciones contribuyeron a acrecentar los conocimientos de la biología y a consolidar el desarrollo de esta ciencia.

Glosario

abdomen: segmento corporal del extremo posterior de un animal segmentado; contiene la mayoría de las estructuras digestivas.
abiótico: no viviente; la porción abiótica de un ecosistema que comprende el suelo, las rocas, el agua y la atmósfera.
aborto: procedimiento para interrumpir un embarazo; se dilata el cuello uterino y se extrae el embrión y la placenta.
absorción: proceso mediante el cual se incorporan nutrimentos a la célula.
accidente cerebrovascular: interrupción del flujo de sangre a una parte del cerebro causada por la ruptura de una arteria o la obstrucción de una arteria por un coágulo sanguíneo. La pérdida del suministro de sangre causa en poco tiempo la muerte del área afectada del cerebro.
aceite: lípido compuesto por tres ácidos grasos, algunos de los cuales son insaturados, unidos por enlaces covalentes a una molécula de glicerina; es líquido a temperatura ambiente.
acetilcolina: neurotransmisor localizado en el cerebro y de las sinapsis de las neuronas motrices que inervan el músculo esquelético.
ácido (adjetivo): que tiene una concentración de H^+ mayor que la de OH^-; que libera H^+.
ácido (sustantivo): sustancia que libera iones hidrógeno (H^+) en una solución; solución cuyo pH es menor de 7.
ácido abscísico: hormona vegetal que inhibe en general la acción de otras hormonas; induce letargo en semillas y brotes y hace que los estomas se cierren.
ácido desoxirribonucleico (DNA): molécula compuesta de nucleótidos de desoxirribosa; contiene la información genética de todas las células vivas.
ácido graso: molécula orgánica que se compone de una cadena larga de átomos de carbono con un grupo carboxílico (COOH) en un extremo; puede ser saturado (cuando sólo tiene enlaces sencillos entre los átomos de carbono) o insaturado (cuando hay uno o más dobles enlaces entre los átomos de carbono).
ácido graso esencial: ácido graso que es un nutrimento indispensable; el organismo es incapaz de elaborar los ácidos grasos esenciales, por lo que es necesario suministrarlos en la dieta.
ácido nucleico: molécula orgánica compuesta por unidades de nucleótidos; los dos tipos comunes de ácidos nucleicos son el ácido ribonucleico (RNA) y el ácido desoxirribonucleico (DNA).
ácido ribonucleico (RNA): molécula formada por nucleótidos de ribosa, cada uno de los cuales consiste en un grupo fosfato, el azúcar ribosa y una de las bases adenina, citosina, guanina o uracilo; participa en la conversión de la información del DNA en proteínas; también es el material genético de algunos virus.
ácido úrico: producto de desecho nitrogenado de la descomposición de los aminoácidos; cristales blancos relativamente insolubles excretados por aves, reptiles e insectos.
acrosoma: vesícula localizada en el extremo del espermatozoide animal; contiene las enzimas necesarias para digerir las capas protectoras que envuelven el óvulo.
actina: importante proteína muscular cuya interacción con la miosina produce contracción; está presente en los filamentos finos de la fibra muscular; véase también *miosina*.
adaptación: rasgo que aumenta la capacidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse, en comparación con los individuos que carecen de ese rasgo.
adenina: base nitrogenada presente en el DNA y en el RNA; su abreviatura es A.
adrenalina: hormona que secreta la médula suprarrenal; se libera en respuesta al estrés y estimula diversas respuestas, como la liberación de glucosa del hígado y la aceleración del ritmo cardiaco; también se llama *epinefrina*.
aeróbico: que utiliza oxígeno.
aglutinación: aglomeración de sustancias extrañas o microbios, provocada por la unión con anticuerpos.
agresión: comportamiento antagonista, normalmente entre miembros de la misma especie, con frecuencia como resultado de la competencia por los recursos.
aislamiento de comportamiento: ausencia de apareamiento entre especies de animales que difieren en grado considerable en cuanto a sus rituales de cortejo y apareamiento.
aislamiento ecológico: ausencia de apareamiento entre organismos pertenecientes a poblaciones diferentes que ocupan hábitat distintos dentro de la misma región general.
aislamiento geográfico: separación de dos poblaciones por una barrera física.
aislamiento reproductivo: ausencia de apareamiento entre los organismos de una población con los miembros de otra; podría deberse a mecanismos aislantes previos o posteriores al apareamiento.
aislamiento temporal: incapacidad de los organismos para aparearse si tienen temporadas de celo muy distintas.
alantoides: una de las membranas embrionarias de los reptiles, aves y mamíferos; en los reptiles y las aves sirve como órgano para almacenar desechos; en los mamíferos forma la mayor parte del cordón umbilical.
aldosterona: hormona que secreta la corteza suprarrenal; ayuda a regular la concentración de iones en la sangre estimulando la reabsorción de sodio por los riñones y las glándulas sudoríparas.
alelo: una de varias formas alternativas de un gen específico.
alelos múltiples: alelos de cada gen, que pueden llegar a docenas y son resultado de diferentes mutaciones.
alergia: respuesta inflamatoria producida por el cuerpo ante la invasión con materiales extraños, como el polen, por ejemplo, que por sí solos son inofensivos.
alga: todo miembro fotosintetizador del reino eucariótico Protista.
almidón: polisacárido compuesto de cadenas ramificadas o no ramificadas de moléculas de glucosa; las plantas lo utilizan como molécula para almacenar carbohidratos.
alternancia de generaciones: ciclo vital, característico de las plantas, en el que una generación de esporofito diploide (productora de esporas) se alterna con una generación de gametofito haploide (productora de gametos).
altruismo: tipo de comportamiento que puede disminuir el éxito reproductivo del individuo que lo practica, pero beneficia al de otros individuos.
alveolado: miembro de los Alveolata, un gran grupo de protistas al que muchos sistemáticos le asignan la categoría de reino. Los alveolados, que se caracterizan por tener un sistema de sacos debajo de la membrana celular, incluyen a los ciliados, foraminíferas, dinoflagelados y apicompexa.
alveolo: diminuto saco de aire del interior de los pulmones, rodeado de capilares, donde se lleva a cabo el intercambio de gases con la sangre.
amiba: tipo de protista, semejante a los animales, que utiliza un sistema de locomoción por corrientes mediante el cual extiende una prolongación celular llamada *seudópodo*.
amígdala: parte del prosencéfalo de los vertebrados que interviene en la generación de respuestas de comportamiento apropiadas ante los estímulos ambientales.
amilasa: enzima que está presente en la saliva y en las secreciones pancreáticas; cataliza la degradación del almidón.
aminoácido: subunidad individual que constituye las proteínas, compuesta de un átomo de carbono central unido a un grupo amino ($-NH_2$), un grupo carboxilo ($-COOH$), un átomo de hidrógeno y un grupo variable de átomos que se denota con la letra *R*.
aminoácido esencial: aminoácido que es un nutrimento indispensable; el organismo es incapaz de elaborar los aminoácidos esenciales, por lo que es necesario suministrarlos en la dieta.
amniocentesis: procedimiento para tomar muestras del líquido amniótico que rodea al feto: se inserta una aguja esterilizada a través de la pared abdominal, el útero y el saco amniótico de una mujer embarazada; se extraen de 10 a 20 mililitros de líquido amniótico. Se pueden practicar diversas pruebas al fluido y a las células fetales suspendidas en él, con el fin de obtener información acerca de las características genéticas y el desarrollo del feto.
amnios: una de las membranas embrionarias de reptiles, aves y mamíferos; encierra una cavidad llena de líquido que envuelve al embrión.
amoniaco: NH_3; producto residual nitrogenado muy tóxico de la descomposición de los aminoácidos. En el hígado de los mamíferos se transforma en urea.
AMP cíclico: nucleótido cíclico que se forma en muchas células blanco como resultado de la recepción de derivados de aminoácidos u hormonas peptídicas e induce cambios metabólicos en la célula; a menudo se le llama segundo mensajero.
amplexus: en los anfibios, forma de fecundación externa en la que el macho sostiene a la hembra durante el desove y deposita el esperma directamente sobre los óvulos.
amplificación biológica: acumulación creciente de una sustancia tóxica hasta niveles tróficos progresivamente más elevados.
ámpula: bulbo muscular que es parte del sistema hidrovascular de los equinodermos; controla el movimiento de los pies ambulacrales que se usan para la locomoción.
anaeróbico: que no utiliza oxígeno.
anaerobio: organismo cuya respiración no requiere oxígeno.
anafase: en la mitosis, etapa en que las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan

una de otra y se desplazan hacia polos opuestos de la célula; en la meiosis I, etapa en la que se separan los cromosomas homólogos, compuestos de dos cromátidas hermanas; en la meiosis II, etapa en la que las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan una de otra y se desplazan hacia polos opuestos de la célula.

andrógeno: hormona sexual masculina.

anemia drepanocítica o de células falciformes: enfermedad recesiva causada por la sustitución de un solo aminoácido en la molécula de la hemoglobina. Las moléculas de hemoglobina drepanocítica tienden a formar cúmulos y distorsionar la forma de los glóbulos rojos, lo que hace que rompan y obstruyan los capilares.

anfibio: miembro de la clase Amphibia de los cordados, que incluye ranas, sapos y salamandras, así como la culebra ciega, que carece de extremidades.

angina de pecho: dolor pectoral asociado con una reducción del flujo sanguíneo hacia el músculo cardiaco, provocada por la obstrucción de las arterias coronarias.

angiosperma: planta vascular con flores.

angiotensina: hormona que interviene en la regulación del agua en los mamíferos estimulando cambios fisiológicos que aumentan el volumen sanguíneo y la presión arterial.

anillo anual: patrón alternante de xilema claro (temprano) y oscuro (tardío) de los tallos y raíces leñosos, que se forma como resultado de la desigual disponibilidad de agua en las diferentes estaciones del año, por lo general en primavera y verano.

anillo de hada: distribución circular de hongos que se forma cuando las estructuras reproductoras son arrojadas violentamente desde las hifas subterráneas de un hongo de clava que ha estado creciendo hacia fuera en todas direcciones a partir de su ubicación original.

antera: parte superior del estambre donde se forma el polen.

anteridio: estructura en la que se producen células sexuales masculinas; está presente en las briofitas y en ciertas plantas vasculares sin semilla.

anterior: extremo frontal o de la cabeza de un animal.

anticodón: secuencia de tres bases de un RNA de transferencia que es complementaria respecto a las tres bases de un codón de RNA mensajero.

anticoncepción: prevención del embarazo.

anticuerpo: proteína producida por células del sistema inmunitario, que se combina con un antígeno específico y generalmente facilita su destrucción.

anticuerpo monoclonal: anticuerpo producido en el laboratorio clonando células de hibridoma; cada clon de células produce un solo anticuerpo.

antígeno: molécula compleja, por lo general una proteína o un polisacárido, que estimula la producción de un anticuerpo específico.

aparato de Golgi: pila de sacos membranosos, presente en casi todas las células eucarióticas, donde se procesan y separan los componentes de la membrana y los materiales de secreción.

aprendizaje: cambio adaptativo en la conducta como resultado de la experiencia.

aprendizaje por discernimiento: forma compleja de aprendizaje que requiere la manipulación de conceptos mentales para llegar a un comportamiento adaptativo.

aprendizaje por ensayo y error: proceso mediante el cual se aprenden respuestas adaptativas a través de recompensas o castigos proporcionados por el entorno.

árbol genealógico (pedigrí): diagrama que muestra relaciones genéticas entre un conjunto de individuos, normalmente con respecto a un rasgo genético específico.

Archaea: uno de los tres dominios de la vida; comprende los procariotas que tienen un parentesco lejano con los miembros del dominio Bacteria.

arquegonio: estructura en la que se producen las células sexuales femeninas; está presente en las briofitas y en ciertas plantas vasculares sin semilla.

arrecife de coral: bioma creado por animales (corales) y plantas en aguas tropicales cálidas.

arteria: vaso de paredes musculares y elásticas que conduce la sangre del corazón al resto del cuerpo.

arteria renal: la arteria que lleva sangre a cada riñón.

arteriola: arteria pequeña que vierte su sangre en capilares. La contracción de la arteriola regula el flujo sanguíneo hacia diversas partes del cuerpo.

articulación: región flexible entre dos unidades rígidas de un exoesqueleto o endoesqueleto, que permite el movimiento entre las unidades.

articulación en bisagra: articulación en la que los músculos mueven uno de los huesos y el otro permanece fijo, como en la rodilla, el codo o los dedos; permite el movimiento únicamente en dos dimensiones.

articulación esfera-cavidad (diartrosis): articulación en la que el extremo redondo de un hueso encaja en la depresión hueca de otro, como en la cadera, por ejemplo; permite el movimiento en varias direcciones.

asa de Henle: porción especializada del túbulo de la nefrona en las aves y los mamíferos que crea un gradiente de concentración osmótica en el fluido que la rodea. A la vez, este gradiente hace posible la producción de orina más concentrada osmóticamente que el plasma sanguíneo.

asca: estructura con forma de saco donde elaboran sus esporas los miembros de la división fúngica Ascomycota.

ataque cardiaco: reducción u obstrucción grave del flujo de sangre a través de una arteria coronaria, que priva a una parte del músculo cardiaco de suministro de sangre.

aterosclerosis: enfermedad que se caracteriza por la obstrucción de arterias por depósitos de colesterol y el engrosamiento de las paredes arteriales.

átomo: la partícula más pequeña de un elemento que conserva las propiedades de éste.

aurícula: cámara del corazón que recibe la sangre venosa y la transfiere a un ventrículo.

autofecundación: unión de espermatozoides y óvulos del mismo individuo.

autosoma: cromosoma dispuesto en pares homólogos tanto en machos como en hembras y que no porta los genes que determinan el sexo.

autótrofo: “que se alimenta por sí mismo”; generalmente un organismo fotosintetizador; un productor.

auxina: hormona vegetal que influye en muchas de las funciones de las plantas, como el fototropismo, la dominancia apical y la ramificación de las raíces; por lo general estimula el alargamiento de las células y, en ciertos casos, la división y diferenciación celulares.

axón: extensión larga de las neuronas que va del cuerpo celular a las terminaciones sinápticas en otras neuronas o músculos.

azúcar: molécula de carbohidrato simple; puede ser un monosacárido o un disacárido.

bacilo: bacteria con forma de bastón.

bacteria: organismo que consiste de una sola célula procariótica rodeada por una cubierta compleja de polisacárido.

Bacteria: uno de los tres dominios de la vida; comprende los procariotas que tienen un parentesco lejano con los miembros del dominio Archaea.

bacteria desnitrificante: bacteria que descompone los nitratos y libera nitrógeno gaseoso a la atmósfera.

bacteria fijadora de nitrógeno: bacteria capaz de tomar nitrógeno (N_2) de la atmósfera y combinarlo con hidrógeno para producir amonio (NH_4^+).

bacteriófago: virus que se especializa en atacar bacterias.

banda de Caspary: banda cérea e impermeable, situada en las paredes celulares entre las células endodérmicas de las raíces, que impide la entrada y salida de agua y minerales del cilindro vascular, a través del espacio extracelular.

barrera hematoencefálica: capilares relativamente impermeables del encéfalo que protegen las células cerebrales contra las sustancias químicas potencialmente nocivas que entran en el torrente sanguíneo.

base: (1) sustancia capaz de combinarse con los iones H^+ de una solución y neutralizarlos; solución cuyo pH es mayor que 7. (2) En genética molecular, una de las estructuras nitrogenadas de uno o dos anillos que representan la diferencia entre un nucleótido y otro. En el DNA, las bases son adenina, guanina, citosina y timina.

básica: sustancia que tiene una concentración de H^+ menor que la de OH^-; se combina con H^+.

basidio: célula diploide, con forma característica de maza o clava, que forman los miembros de la división fúngica Basidiomycota; produce basidiosporas por meiosis.

basidiospora: espora sexual que forman los miembros de la división fúngica Basidiomycota.

basófilo: tipo de leucocito que libera sustancias que inhiben la coagulación sanguínea y compuestos químicos que participan en las reacciones alérgicas y en las respuestas al daño tisular y a la invasión microbiana.

bazo: órgano del sistema linfático en el que se producen linfocitos y se filtra la sangre haciéndola pasar por linfocitos y macrófagos para eliminar partículas extrañas y glóbulos rojos viejos.

biblioteca de DNA: juego completo, fácilmente accesible y reproducible, de todo el DNA de un organismo específico, por lo general clonado en plásmidos bacterianos.

bicapa fosfolipídica: doble capa de fosfolípidos que constituye la base de todas las membranas celulares. Las cabezas de los fosfolípidos, que son hidrofílicas, dan hacia el agua del fluido extracelular o del citoplasma; las colas, que son hidrofóbicas, están en la parte media de la bicapa.

bilis: secreción líquida que se produce en el hígado, se almacena en la vesícula biliar y se libera en el intestino delgado durante la digestión; mezcla compleja de sales biliares, agua, otras sales y colesterol.

biocapacidad: estimación de los recursos sustentables y la capacidad realmente disponible de absorción de los desechos en la Tierra. Es un concepto relacionado con capacidad de carga

que se explica en el capítulo 26. Los cálculos de la huella ecológica y de la biocapacidad están sujetos a cambios conforme las nuevas tecnologías modifican la forma en que la gente utiliza los recursos.

biodegradable: capaz de descomponerse en sustancias inocuas por la acción de agentes de descomposición.

biodiversidad: número total de especies que integran un ecosistema y la complejidad resultante de las interacciones entre ellas.

biología de la conservación: aplicación del conocimiento de la ecología y otras áreas de la biología para preservar la biodiversidad.

bioma: ecosistema terrestre que ocupa una extensa área geográfica y se caracteriza por un tipo específico de comunidad vegetal; por ejemplo, los desiertos.

biomasa: peso seco del material orgánico de un ecosistema.

biosfera: parte de la Tierra habitada por organismos vivos: incluye componentes tanto animados como inanimados.

biotecnología: todo uso o alteración industrial o comercial de organismos, células o moléculas biológicas para alcanzar metas prácticas específicas.

biótico: viviente.

blastocisto: etapa temprana del desarrollo embrionario de los mamíferos; es una esfera hueca de células que encierra una masa de ellas adherida a su superficie interna, la cual se convierte en el embrión.

blastoporo: sitio en el que la blástula se invagina para formar una gástrula.

blástula: en los animales, la etapa embrionaria que se alcanza al final de la segmentación, en la que normalmente el embrión es una esfera hueca con una pared de una o varias células de espesor.

boca: abertura de un sistema digestivo tubular por la que entra el alimento.

bocio: hinchazón del cuello provocada por una deficiencia de yodo que afecta el funcionamiento de la glándula tiroides y de sus hormonas.

bomba de sodio-potasio: conjunto de moléculas de transporte activo que utilizan energía de ATP para bombear iones sodio hacia afuera de la célula y iones potasio hacia dentro para mantener los gradientes de concentración de estos iones a través de la membrana.

bosque caducifolio de clima templado: bioma en el que los inviernos son fríos y la precipitación pluvial veraniega proporciona suficiente humedad para que crezcan árboles cuya sombra impide el crecimiento de pastos.

bosque caducifolio tropical: bioma con estaciones húmeda y seca pronunciadas y plantas que deben perder sus hojas durante la temporada de sequía para reducir al mínimo la pérdida de agua.

bosque de clima templado lluvioso: bioma en el que no hay escasez de agua líquida en todo el año y está dominado por coníferas.

bosque septentrional de coníferas (bosque boreal): bioma con inviernos largos y fríos y apenas unos cuantos meses de clima cálido; poblado casi totalmente por coníferas siempre verdes; también se denomina *taiga*.

bradicinina: sustancia química que se forma cuando los tejidos sufren lesiones; se une a las moléculas receptoras de las terminaciones nerviosas del dolor y origina la sensación de dolor.

branquia: en los animales acuáticos, tejido ramificado con abundante provisión de capilares, en torno al cual circula el agua para llevar a cabo el intercambio de gases.

briofita: planta no vascular simple de la división Bryophyta; las briofitas comprenden los musgos y las hepáticas.

bronquio: tubo que conduce aire de la tráquea a cada pulmón.

bronquiolo: tubo estrecho, formado por ramificaciones repetidas de los bronquios, que conduce aire hasta los alveolos.

bronquitis crónica: infección pulmonar persistente que se caracteriza por tos, inflamación del revestimiento del tracto respiratorio, mayor producción de moco y reducción del número y la actividad de los cilios.

buche: órgano de las lombrices de tierra y de las aves en el que se almacena temporalmente el alimento ingerido antes de hacerlo pasar a la molleja, donde es pulverizado.

***buffer*:** sustancia que reduce al mínimo los cambios de pH tomando o liberando iones H^+.

bulbo raquídeo: en los vertebrados, parte del rombencéfalo que controla las actividades automáticas como la respiración, la deglución, el ritmo cardiaco y la presión arterial.

burbuja de duplicación: la porción desenrollada de las dos cadenas del DNA progenitor, separada por DNA helicasa, en la duplicación de DNA.

cabeza: el segmento anterior de un animal con segmentación.

cadena alimentaria: relación lineal de alimentación de una comunidad, con base en un solo representante de cada nivel trófico.

cadena molde: cadena de la doble hélice del DNA a partir de la cual se transcribe el RNA.

calcitonina: hormona que secreta la glándula tiroides; inhibe la liberación de calcio de los huesos.

calentamiento global: elevación gradual de la temperatura atmosférica del planeta, como resultado de una amplificación del efecto de invernadero natural que se debe a las actividades humanas.

calor de fusión: energía que es preciso extraer de un compuesto líquido para transformarlo en un sólido a su temperatura de congelación.

calor de vaporización: energía que es preciso suministrar a un compuesto líquido para transformarlo en un gas a su temperatura de ebullición.

calor específico: cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 gramo de una sustancia en 1°C.

caloría: cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 gramo de agua en 1 grado Celsius.

Caloría (con mayúscula): unidad de energía en la que se mide el contenido energético de los alimentos; cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 litro de agua en un grado Celsius; también recibe el nombre de *kilocaloría* y equivale a 1000 calorías.

calostro: líquido amarillento, rico en proteínas y que contiene anticuerpos, que producen las glándulas mamarias antes que se inicie la secreción de leche.

cambium (pl., ***cambia***): meristemo lateral, paralelo al eje longitudinal de las raíces y los tallos, que da origen al crecimiento secundario de tallos y raíces de plantas leñosas. Véase *cambium suberígeno; cambium vascular.*

cambium suberígeno: meristemo lateral de las raíces y los tallos leñosos que da origen a células suberosas.

cambium vascular: meristemo lateral situado entre el xilema y el floema de una raíz o un tallo leñoso y que da origen al xilema y floema secundarios.

camuflaje: coloración y/o forma que hace a un organismo menos llamativo en su ambiente.

canal auditivo: conducto dentro del oído externo que lleva el sonido desde el pabellón auricular hasta el tímpano.

cáncer: enfermedad en la que algunas de las células del cuerpo escapan a los procesos de control celular y se dividen sin control.

capa de abscisión: capa de células de pared delgada que se localiza en la base del peciolo de las hojas y produce una enzima que digiere la pared celular que sujeta la hoja al tallo, lo que permite que la hoja caiga.

capa de ozono: la capa enriquecida en ozono de la atmósfera superior, que filtra parte de la radiación ultravioleta del Sol.

capa electrónica: región en cuyo interior se mueven los electrones que corresponden a un nivel de energía fijo a cierta distancia del núcleo del átomo.

capa germinal: capa de tejido que se forma durante el inicio del desarrollo embrionario.

capacidad de carga: tamaño máximo de población que un ecosistema puede mantener de forma indefinida; está determinada principalmente por la disponibilidad de espacio, nutrimentos, agua y luz.

capilar: el tipo más pequeño de vaso sanguíneo; comunica las arteriolas con las vénulas. Las paredes de los capilares, a través de las cuales se lleva a cabo el intercambio de nutrimentos y desechos, tienen sólo una célula de espesor.

cápsula: cubierta de polisacárido o proteína que ciertas bacterias patógenas secretan al exterior de su pared celular.

cápsula de Bowman: parte de la nefrona con forma de taza, en la que se recoge el filtrado de la sangre por el glomérulo.

capuchón cervical (diafragma): dispositivo anticonceptivo que consiste en un capuchón de caucho que se ajusta sobre el cuello del útero para impedir que los espermatozoides entren en él.

carbohidrato: compuesto de carbono, hidrógeno y oxígeno cuya fórmula química aproximada es $(CH_2O)_n$; los azúcares y los almidones son carbohidratos.

cariotipo: preparación que muestra el número, el tamaño y la forma de todos los cromosomas de una célula y, por lo tanto, del individuo o especie de donde ésta proviene.

carnívoro: literalmente, "que come carne"; organismo depredador que se alimenta de herbívoros o de otros carnívoros; consumidor secundario (o superior).

carotenoide: pigmento rojo, anaranjado o amarillo que está presente en los cloroplastos y sirve como molécula recolectora de luz auxiliar en los fotosistemas de los tilacoides.

carpelo: estructura reproductora femenina de las flores; se compone de estigma, estilo y ovario.

cartílago: forma de tejido conectivo que constituye partes del esqueleto; se compone de condrocitos y su secreción extracelular de colágeno; se asemeja al hueso flexible.

casquete radical (pilorriza): cúmulo de células en la punta de una raíz en crecimiento, derivado del meristemo apical; evita que la punta sufra daños al penetrar en el suelo.

catalizador: sustancia que acelera una reacción química sin sufrir ella misma cambios permanentes durante el proceso; reduce la energía de activación de la reacción.

catastrofismo: hipótesis de que la Tierra ha experimentado una serie de catástrofes geológicas, probablemente impuestas por un ente

sobrenatural, que explican la multitud de especies, tanto extintas como modernas. El catastrofismo sostiene el creacionismo.
causalidad natural: principio científico de que los sucesos naturales son resultado de causas naturales anteriores.
cavidad gastrovascular: cámara con apariencia de saco con funciones digestivas que está presente en los invertebrados simples; una sola abertura sirve como boca y ano a la vez. La cámara permite el acceso directo de los nutrimentos a las células.
cefalización: tendencia de los órganos sensoriales y el tejido nervioso a concentrarse en la región de la cabeza a lo largo del tiempo evolutivo.
celoma: espacio o cavidad que separa la pared corporal de los órganos internos.
célula: la unidad más pequeña de vida; se compone, como mínimo, de una membrana exterior que encierra un medio acuoso en el que hay moléculas orgánicas, incluido el material genético compuesto de DNA.
célula acompañante: célula adyacente a un elemento del tubo criboso del floema, que interviene en el control y la nutrición del elemento del tubo criboso.
célula amiboide: protista o célula animal que se desplaza extendiendo una prolongación celular llamada seudópodo.
célula asesina natural: tipo de glóbulo blanco que destruye algunas células infectadas por virus y células cancerosas al ponerse en contacto con ellas; forma parte de la defensa interna inespecífica del sistema inmunitario contra las enfermedades.
célula B: tipo de linfocito que participa en la inmunidad humoral; da origen a las células plasmáticas que secretan anticuerpos en el sistema circulatorio y a las células de memoria.
célula B de memoria: tipo de glóbulo blanco que se produce como resultado de la unión de un anticuerpo de una célula B a un antígeno de un microorganismo invasor. Las células B de memoria persisten en el torrente sanguíneo y brindan inmunidad futura ante invasores que llevan ese antígeno.
célula blanco: célula en la que una hormona dada ejerce su efecto.
célula de lámina de haz: miembro de un grupo de células que rodean las venas de las plantas; en las plantas C_4 (pero no en las C_3), las células de vaina de haz contienen cloroplastos.
célula de Sertoli: en el túbulo seminífero, célula grande que regula la espermatogénesis y nutre al espermatozoide en desarrollo.
célula de tubo: célula más exterior de un grano de polen; crea por digestión un tubo polínico a través de los tejidos del carpelo y finalmente penetra en el gametofito femenino.
célula diferenciada: célula madura especializada en una función determinada; en las plantas, generalmente las células diferenciadas no se dividen.
célula en collar (coanocito): célula especializada que recubre los canales internos de las esponjas. Presenta flagelos que se extienden desde un collar criboso y crean una corriente de agua que atrae organismos microscópicos a través del collar y al interior del cuerpo, donde quedan atrapados.
célula en empalizada: célula mesofílica columnar que contiene cloroplastos y está inmediatamente por debajo de la epidermis superior de las hojas.
célula endospérmica primaria: célula central del gametofito femenino de una planta con flores; contiene los núcleos polares (normalmente dos); después de la fertilización, sufre divisiones mitóticas repetidas para producir el endospermo de la semilla.
célula epitelial: tipo de célula que forma el tejido epitelial.
célula esponjosa: célula del mesófilo de forma irregular que contiene cloroplastos, situada inmediatamente por encima de la epidermis inferior de las hojas.
célula fagocítica: tipo de célula del sistema inmunitario que destruye microbios invasores mediante fagocitosis, envolviendo y digiriendo los microbios.
célula flamígera: en los gusanos planos, célula especializada que tiene cilios pulsátiles y dirige el agua y los residuos a través de los tubos ramificados que sirven como sistema excretor.
célula ganglionar: tipo de células, de las cuales está compuesta la capa más interna de la retina de los vertebrados, cuyos axones forman el nervio óptico.
célula generadora: en las plantas con flor, una de las células haploides del grano de polen; sufre mitosis para formar dos espermatozoides.
célula glial: célula del sistema nervioso que brinda soporte y aislamiento a las neuronas.
célula intersticial: en los testículos de los vertebrados, célula productora de testosterona que se localiza entre los túbulos seminíferos.
célula madre: célula indiferenciada capaz de dividirse para dar origen a uno o más tipos distintivos de células diferenciadas.
célula madre de megasporas: célula diploide, dentro del óvulo de una planta con flor, que sufre meiosis para producir cuatro megasporas haploides.
célula madre de microsporas: célula diploide contenida en una antera de una planta con flor y que sufre meiosis para producir cuatro microsporas haploides.
célula madre embrionaria: célula derivada de una etapa temprana del embrión que es capaz de diferenciarse para convertirse en cualquier tipo de célula de un adulto.
célula meristemática: célula no diferenciada que conserva la capacidad para dividirse durante toda la vida de una planta.
célula neurosecretora: célula nerviosa especializada que sintetiza y libera hormonas.
célula pilosa: tipo de célula receptora del oído interno que produce una señal eléctrica cuando se doblan sus rígidos cilios parecidos a pelos que salen de la superficie de la célula. Las células pilosas en la cóclea responden a las vibraciones sonoras; las que se localizan en el sistema vestibular responden al movimiento y la gravedad.
célula plasmática: descendiente de una célula B, que secreta anticuerpos.
célula suberosa: célula protectora de la corteza de los tallos y las raíces leñosos; en la madurez, las células suberosas están muertas y su pared celular es gruesa e impermeable.
célula T: tipo de linfocito que reconoce y destruye células o sustancias ajenas específicas o que regula a otras células del sistema inmunitario.
célula T citotóxica: tipo de célula T que, al entrar en contacto con células extrañas, las destruye directamente.
célula T de memoria: tipo de glóbulo blanco que se produce como resultado de la unión de un receptor de una célula T con un antígeno de un microorganismo invasor. Las células T de memoria persisten en el torrente sanguíneo y brindan inmunidad futura ante invasores que llevan ese antígeno.
célula T facilitadora: tipo de célula T que ayuda a otras células del sistema inmunitario a reconocer y a actuar contra los antígenos.
células de islote: grupo de células de la parte endocrina del páncreas que produce insulina y glucagón.
células oclusivas: par de células epidérmicas especializadas que rodean la abertura central de los estomas de las hojas; regulan el tamaño de la abertura.
celulasa: enzima que cataliza la descomposición del carbohidrato celulosa en las moléculas de glucosa de que se compone; prácticamente sólo está presente en microorganismos.
celulosa: carbohidrato insoluble compuesto de subunidades de glucosa; forma la pared celular de los vegetales.
centriolo: en las células animales, anillo corto con forma de barril compuesto de nueve tripletes de microtúbulos; estructura que contiene microtúbulos y está situada en la base de cada cilio y flagelo; da origen a los microtúbulos de los cilios y flagelos e interviene en la formación del huso durante la división celular.
centro de reacción: en el complejo recolector de luz de un fotosistema, la molécula de clorofila a la que las moléculas antena (pigmentos que absorben luz) transfieren energía luminosa: la energía capturada expulsa un electrón de la clorofila del centro de reacción, el cual se transfiere al sistema de transporte de electrones.
centro respiratorio: cúmulo de neuronas, situado en el bulbo raquídeo, que envía ráfagas rítmicas de impulsos nerviosos a los músculos respiratorios y da como resultado la respiración.
centrómero: región de los cromosomas duplicados donde las cromátidas hermanas se mantienen unidas hasta que se separan durante la división celular.
cera: lípido compuesto por ácidos grasos unidos por enlaces covalentes a alcoholes de cadena larga.
cerebelo: parte posterior del encéfalo de los vertebrados que se encarga de coordinar los movimientos del cuerpo.
cerebro: parte del sistema nervioso central de los vertebrados que se encuentra dentro del cráneo.
cerebro medio (mesencéfalo): durante el desarrollo, la porción central del cerebro; contiene un importante centro de retransmisión, la formación reticular.
chaparral: bioma que se localiza en las regiones costeras, y que recibe muy poca precipitación pluvial anual; se caracteriza por arbustos y pequeños árboles.
cianobacteria: célula procariótica fotosintética que utiliza clorofila y desprende oxígeno como producto de la fotosíntesis; también se conoce como *alga verde-azul*.
ciclo biogeoquímico: también conocido como *ciclo de los nutrimentos;* es el proceso por el que se transfiere un nutrimento específico de un ecosistema entre los organismos vivos y el depósito del nutrimento en el ambiente inanimado.
ciclo C_3: serie cíclica de reacciones mediante las cuales se fija dióxido de carbono en carbohidratos durante las reacciones independientes de la luz de la fotosíntesis; también recibe el nombre de *ciclo de Calvin-Benson*.
ciclo cardiaco: alternancia de contracción y relajación de las cámaras del corazón.
ciclo celular: secuencia de procesos que se dan en la vida de una célula, de una división a la siguiente.

ciclo de auge y decadencia: ciclo demográfico que se caracteriza por un rápido crecimiento exponencial seguido de una mortandad masiva repentina; se observa en las especies estacionales y en ciertas poblaciones de roedores pequeños, como los lemmings, por ejemplo.
ciclo de Calvin-Benson: véase *ciclo* C_3.
ciclo de Krebs: serie cíclica de reacciones que se efectúan en la matriz de las mitocondrias y en el que el grupo acetilo de las moléculas de ácido pirúvico producidas por la glucólisis se descomponen hasta llegar a CO_2, acompañado por la formación de ATP y portadores de electrones; también se llama *ciclo del ácido cítrico.*
ciclo de los nutrimentos: descripción de las rutas que sigue un nutrimento específico (como carbono, nitrógeno, fósforo o agua) a través de las partes viva e inanimadas de un ecosistema. También se conoce como ciclo biogeoquímico.
ciclo de población: cambios cíclicos que se presentan regularmente en el tamaño de la población.
ciclo del ácido cítrico: véase *ciclo de Krebs.*
ciclo hidrológico: ciclo del agua, impulsado por la energía solar; ciclo de nutrimentos en el que el depósito principal de agua es el océano y la mayor parte del agua permanece como tal durante todo el ciclo (en vez de ser utilizada en la síntesis de otras moléculas).
ciclo menstrual: en las mujeres, complejo ciclo de 28 días durante el cual interacciones hormonales entre el hipotálamo, la hipófisis y los ovarios coordinan la ovulación y la preparación del útero para recibir y nutrir al huevo fertilizado. Si no hay embarazo, el revestimiento uterino se expulsa durante la menstruación.
ciclo vital: sucesos en la vida de un organismo, de una generación a la siguiente.
cigospora: espora de hongo, producida por la división Zygomycota, que está rodeada por una pared gruesa y resistente y se forma a partir de un cigoto diploide.
cigoto: en la reproducción sexual, célula diploide (óvulo fecundado) que se forma por la fusión de dos gametos haploides.
ciliado: protozoario que se caracteriza por tener cilios y una estructura unicelular compleja que incluye organelos parecidos a arpones, llamados tricocistos. Los miembros del género *Paramecium* son ciliados muy conocidos.
cilindro vascular: tejido conductor central de una raíz joven; consiste en xilema y floema primarios.
cilio: prolongación de la superficie de ciertas células eucarióticas, parecida a un pelo, que contiene microtúbulos en una disposición de 9 + 2. El movimiento de los cilios impulsa las células en un medio líquido o mueve los líquidos sobre la capa superficial estacionaria de las células.
cinetocoro: estructura proteica que se forma en la región del centrómero de los cromosomas; une los cromosomas al huso.
circunvolución: pliegue de la corteza cerebral del encéfalo de los vertebrados.
citocina: cualquiera de las moléculas químicas mensajeras que liberan las células para facilitar la comunicación con otras células y transferir señales dentro de varios sistemas del cuerpo y entre éstos. Las citocinas son importantes en la diferenciación celular y el sistema inmunitario.
citocinesis: división del citoplasma y los organelos en dos células hijas durante la división celular; generalmente se lleva a cabo durante la telofase de la mitosis.
citocinina: hormona vegetal que promueve la división celular, el crecimiento del fruto y el brote de yemas laterales; previene el envejecimiento de ciertas partes de la planta, especialmente de las hojas.
citoesqueleto: red de fibras proteínicas del citoplasma que da forma a la célula, sostiene y mueve los organelos y por lo regular participa en el movimiento celular.
citoplasma: material contenido dentro de la membrana plasmática de la célula, con exclusión del núcleo.
citosina: base nitrogenada presente en el DNA y en el RNA; su abreviatura es C.
clamidia: enfermedad de transmisión sexual causada por bacterias, que provoca la inflamación de la uretra en los varones y de la uretra y el cuello del útero en las mujeres.
clase: categoría taxonómica compuesta de órdenes emparentados. Las clases que guardan una relación estrecha constituyen una división o filum.
clima: patrones meteorológicos que prevalecen de un año a otro o incluso de un siglo a otro en una región específica.
clítoris: estructura externa del sistema reproductor femenino; se compone de tejido eréctil; es un punto sensible de estimulación durante la respuesta sexual.
clon: descendencia producida por mitosis, por lo tanto, genéticamente idéntica entre sí.
clonación: procedimiento por el que se producen muchas copias idénticas de un gen; también se llama así a la producción de muchas copias genéticamente idénticas de un organismo.
clorofila: pigmento presente en los cloroplastos que captura energía luminosa durante la fotosíntesis; absorbe la luz violeta, azul y roja y refleja la luz verde.
cloroplasto: organelo de las plantas y de los protistas semejantes a plantas, donde se lleva a cabo la fotosíntesis; lo envuelve una doble membrana y alberga un extenso sistema de membranas internas que contiene clorofila.
cnidocito: en los miembros del filum Cnidaria, célula especializada que alberga el aparato que actúa como aguijón.
coagulación sanguínea: proceso complejo mediante el cual las plaquetas, la proteína fibrina y los eritrocitos obstruyen una superficie irregular del interior o de la superficie del cuerpo (por ejemplo, un vaso sanguíneo lesionado) para cerrar la herida.
cóclea: tubo enroscado, óseo y lleno de líquido que se encuentra en el oído interno de los mamíferos; contiene receptores (células pilosas) que responden a la vibración del sonido.
código genético: conjunto de codones de RNAm, cada uno de los cuales dirige la incorporación de un aminoácido específico en una proteína durante la síntesis de proteínas.
codominancia: relación entre dos alelos de un gen, según la cual ambos alelos se expresan fenotípicamente en los individuos heterocigóticos.
codón: secuencia de tres bases de RNA mensajero que especifica un aminoácido determinado que debe ser incorporado en una proteína; ciertos codones también señalan el comienzo o el final de la síntesis de una proteína.
codón de inicio: el primer codón AUG de una molécula de RNA mensajero.
codón de terminación: codón del RNA mensajero que detiene la síntesis de proteínas y hace que la cadena proteica terminada se libere del ribosoma.
coenzima: molécula orgánica que está unida a ciertas enzimas y es necesaria para el buen funcionamiento de éstas; por lo común, es un nucleótido unido a una vitamina hidrosoluble.
coevolución: evolución de adaptaciones en dos especies que se debe a la intensa interacción entre ambas, de tal manera que cada especie actúa como una importante fuerza de selección natural sobre la otra.
cohesión: tendencia de las moléculas de una sustancia a mantenerse unidas.
coito interrumpido: extracción del pene de la vagina justo antes de la eyaculación en un intento por evitar el embarazo; método anticonceptivo poco eficaz.
cola post-anal: cola que se extiende más allá del ano; la presentan todos los cordados en alguna etapa de su desarrollo.
colágeno: proteína fibrosa del tejido conectivo, como hueso y cartílago, por ejemplo.
colecistocinina: hormona digestiva producida por el intestino delgado y que estimula la liberación de enzimas pancreáticas.
colénquima: tipo de célula vegetal poligonal alargada con paredes celulares primarias engrosadas de forma irregular, que está viva en la madurez y sostiene el cuerpo de la planta.
coleóptilo: vaina protectora que envuelve los brotes de las semillas monocotiledóneas y permite que el vástago aparte las partículas de suelo a medida que crece.
colon: la parte más larga del intestino grueso, con exclusión del recto.
coloración de advertencia: coloración brillante para advertir a los depredadores que la presa potencial tiene sabor desagradable o que incluso es venenosa.
coloración de sobresalto: forma de mimetismo en la que un organismo presa exhibe repentinamente un patrón de colores (que en muchos casos se asemeja a grandes ojos) cuando se aproxima un depredador.
columna vertebral: columna de unidades esqueléticas (vértebras) dispuestas en serie, las cuales encierran a la médula espinal en los vertebrados; la espina dorsal.
combustible fósil: combustible como la hulla, el petróleo y el gas natural, formado a partir de los restos de organismos antiguos.
comensalismo: relación simbiótica en la que una especie se beneficia al tiempo que otra especie ni se daña ni se beneficia.
compartimiento intermembranas: espacio lleno de líquido que está comprendido entre las membranas interna y externa de las mitocondrias.
competencia: interacción entre individuos que intentan utilizar un recurso (por ejemplo: alimento o espacio) que está limitado en relación con la demanda.
competencia de lucha: contienda desesperada entre individuos de la misma especie por obtener recursos limitados.
competencia interespecífica: competencia entre individuos de especies diferentes.
competencia por concurso: mecanismo para resolver la competencia intraespecífica mediante interacciones sociales o químicas.
complejo colector de luz: en los fotosistemas, el conjunto de moléculas de pigmento (clorofila y pigmentos accesorios) que absorben energía luminosa y la transfieren a los electrones.
complejo mayor de histocompatibilidad (MHC): proteínas, situadas normalmente en las superficies de las células corporales, que identifican a la célula como parte del individuo; también son importantes para estimular y regular la respuesta inmunitaria.
complemento: grupo de proteínas que transporta la sangre y que participan en la destruc-

ción de las células extrañas a las que se han unido los anticuerpos.

comportamiento: toda actividad observable de un animal vivo.

compuesto: sustancia cuyas moléculas están formadas de diferentes tipos de átomos; puede descomponerse en sus elementos constitutivos por medios químicos.

comunicación: acto de producir una señal que provoca que otro animal, normalmente de la misma especie, modifique su conducta en un sentido que es provechoso para uno de los participantes o para ambos.

comunidad: todas las poblaciones que interactúan dentro de un ecosistema.

comunidad clímax: comunidad diversa y relativamente estable que constituye el punto final de la sucesión.

comunidad de los respiraderos hidrotérmicos: comunidad de organismos fuera de lo común que viven en las grandes profundidades del océano, cerca de los respiraderos hidrotérmicos y que dependen de las actividades quimiosintéticas de las bacterias de azufre.

concavidad: área de las paredes celulares entre dos células vegetales en la que no se formaron paredes secundarias, de tal manera que las dos células están separadas sólo por una pared primaria relativamente delgada y porosa.

concentración: número de partículas de una sustancia disuelta en una unidad de volumen dada.

conclusión: operación final del método científico; decisión que se toma acerca de la validez de una hipótesis sobre la base de los datos experimentales.

condensación: compactación de cromosomas eucarióticos en unidades discretas, como preparación para la mitosis o la meiosis.

condicionamiento operante: procedimiento de adiestramiento en laboratorio en el que un animal aprende a responder de cierta manera (por ejemplo, presionar una palanca) mediante recompensas o castigos.

condón: funda anticonceptiva que se pone sobre el pene durante el coito para impedir que se deposite esperma en la vagina.

condrocito: célula viva del cartílago. Los condrocitos forman cartílago junto con sus secreciones extracelulares de colágeno.

conducto: tubo o abertura por el que se emiten secreciones exocrinas.

conducto auditivo: conducto que conecta el oído medio con la faringe y que permite que la presión se equilibre entre el oído medio y el exterior (también se conoce como trompa de Eustaquio).

conducto colector: tubo conductor del interior del riñón que recolecta la orina de muchas nefronas y la conduce a través de la médula renal hasta la pelvis renal. En presencia de hormona antidiurética (ADH), la orina se concentra en los conductos colectores.

conducto deferente: tubo que conecta el epidídimo del testículo con la uretra.

conífera: miembro de las traqueofitas (Coniferophyta) que se reproduce mediante semillas que se forman dentro de conos y conserva sus hojas durante todo el año.

conjugación: en los procariotas, la transferencia del DNA de una célula a otra por medio de una conexión temporal; en los eucariotas unicelulares, el intercambio de material genético entre dos células unidas temporalmente.

conjugación bacteriana: intercambio de material genético entre dos bacterias.

cono: célula fotorreceptora de forma cónica de la retina de los vertebrados; no es tan sensible a la luz como los bastones. Los tres tipos de conos son más sensibles a diferentes colores de la luz y permiten la visión cromática; véase también *bastón*.

consumidor: organismo que se alimenta de otros organismos; un heterótrofo.

consumidor primario: organismo que se alimenta de productores; un herbívoro.

consumidor secundario: organismo que se alimenta de consumidores primarios; un carnívoro.

consumidor terciario: carnívoro que se alimenta de otros carnívoros (consumidores secundarios).

control: parte de un experimento en la que se mantienen constantes todas las variables posibles, en contraste con la parte "experimental", en la que se altera una variable específica.

convergencia: condición en la que un gran número de neuronas aportan estímulos a un número menor de células.

copulación: comportamiento reproductivo en el que se inserta el pene del macho en el cuerpo de la hembra, donde libera los espermatozoides.

corazón: órgano muscular que se encarga de bombear la sangre del sistema circulatorio por todo el cuerpo.

cordón nervioso: estructura nerviosa apareada en la mayoría de los animales que conduce señales nerviosas a los ganglios y desde éstos; en los cordados, estructura nerviosa que se extiende a lo largo de la parte dorsal del cuerpo; se llama también médula espinal.

corion: la membrana embrionaria más externa de reptiles, aves y mamíferos; en aves y reptiles, su función es principalmente el intercambio de gases; en los mamíferos, forma la mayor parte de la porción embrionaria de la placenta.

córnea: cubierta exterior transparente del ojo, por delante de la pupila y el iris.

coroides: capa de tejido con pigmentación oscura que está detrás de la retina y contiene vasos sanguíneos y un pigmento que absorbe la luz dispersa.

corona radiada: capa de células que rodean al óvulo después de la ovulación.

corredores de vida silvestre: franjas de tierra protegidas que vinculan áreas más extensas. Permiten a los animales desplazarse de manera libre y segura entre los hábitat que, de otra forma, quedarían aislados por las actividades humanas.

corteza: **1** capa externa de un tallo leñoso, compuesta de floema, cambium suberoso y células suberosas. **2** parte de la raíz o tallo primario, que se encuentra entre la epidermis y el cilindro vascular.

corteza cerebral: capa delgada de neuronas de la superficie del cerebro de los vertebrados, donde se lleva a cabo la mayor parte del procesamiento neural y la coordinación de las actividades.

corteza renal: la capa externa del riñón, donde se encuentran las nefronas.

corteza suprarrenal: parte externa de la glándula suprarrenal; secreta hormonas esteroides que regulan el metabolismo y el equilibrio de sales.

cortisol: hormona esteroide que libera la corteza suprarrenal en el torrente sanguíneo en respuesta al estrés. El cortisol ayuda al cuerpo a enfrentar los estresores a corto plazo elevando los niveles de glucosa en la sangre; también inhibe la respuesta inmunitaria.

cotiledón: estructura parecida a una hoja que se encuentra dentro de la semilla y absorbe moléculas de alimento del endosperma para transferirlas al embrión en crecimiento; también se llama *hoja seminal*.

creacionismo: hipótesis según la cual todas las especies de la Tierra fueron creadas fundamentalmente en su forma actual por un ente sobrenatural; sostiene también que no pueden ocurrir modificaciones importantes de esas especies, como su transformación en nuevas especies mediante procesos naturales.

crecimiento exponencial: aumento continuamente acelerado del tamaño de una población.

crecimiento primario: crecimiento en longitud y desarrollo de las estructuras iniciales de las raíces y vástagos de las plantas, provocado por la división celular de meristemos apicales y la diferenciación de las células hijas.

crecimiento secundario: crecimiento en el diámetro de un tallo o raíz provocado por la división celular en meristemos laterales y la diferenciación de sus células hijas.

cresta: pliegue de la membrana interior de las mitocondrias.

cristalino: estructura flexible o móvil de los ojos que sirve para enfocar la luz en una capa de células fotorreceptoras.

cromátida: cada una de las dos cadenas idénticas de DNA y proteína que constituyen un cromosoma replicado. Las dos cromátidas hermanas están unidas en el centrómero.

cromatina: complejo de DNA y proteína que constituye los cromosomas eucarióticos.

cromista: miembros de los Chromista, un gran grupo de protistas al que muchos sistemáticos le asignan la categoría de reino. Los cromistas incluyen a las diatomeas, las algas pardas y los mohos acuáticos.

cromosoma: conjunto de una doble hélice individual de DNA y las proteínas que ayudan a organizar el DNA.

cromosoma duplicado: cromosoma eucariótico que se produce después de la duplicación del DNA; se compone de dos cromátidas hermanas unidas en los centrómeros.

cromosomas sexuales: el par de cromosomas que normalmente determina el sexo de un organismo; por ejemplo, los cromosomas X y Y en los mamíferos.

cruza de prueba: experimento de crianza en el cual un individuo que presenta el fenotipo dominante se aparea con un individuo que es homocigoto recesivo para el mismo gen. La proporción de progenie con fenotipo dominante *versus* el recesivo puede usarse para determinar el genotipo del individuo con el fenotipo dominante.

cubierta seminal: cubierta más exterior de una semilla; es delgada, resistente e impermeable y se forma a partir de los tegumentos del óvulo.

cuello de botella de población: forma de deriva genética en la que una población se vuelve extremadamente pequeña; podría dar pie a diferencias en las frecuencias alélicas en comparación con otras poblaciones de la especie y a una pérdida de variabilidad genética.

cuello del útero: anillo de tejido conectivo situado en el extremo exterior del útero y que conduce hacia la vagina.

cuerda vocal: cada una de las dos bandas de tejido elástico que se extienden transversalmente en la abertura de la laringe y producen sonido cuando se hace pasar aire forzado entre ellas. Ciertos músculos alteran la tensión de las cuerdas vocales y controlan el tamaño y la forma de la abertura, lo que a la vez determina si se produce o no sonido y qué tono tendrá.

cuerpo basal: estructura semejante a un centriolo que produce un cilio o flagelo y ancla esta estructura dentro de la membrana plasmática.

cuerpo calloso: banda de axones que comunica los dos hemisferios cerebrales de los vertebrados.
cuerpo celular: parte de la neurona que contiene la mayoría de los organelos celulares comunes; por lo general es un sitio de integración de los estímulos que llegan a la neurona.
cuerpo de Barr: cromosoma X inactivado de las células de los mamíferos hembra, que tienen dos cromosomas X; normalmente se observa como una mancha oscura en el núcleo.
cuerpo fructífero: estructura reproductora formadora de esporas de ciertos protistas, bacterias y hongos.
cuerpo lúteo: en el ovario de los mamíferos, estructura que se forma a partir del folículo después de la ovulación y que secreta las hormonas estrógeno y progesterona.
cuerpo polar: en la ovogénesis, célula pequeña que contiene un núcleo, pero prácticamente ningún citoplasma; se produce en la primera división meiótica del ovocito primario.
curva de supervivencia: curva que se obtiene cuando el número de individuos de cada edad en la población se grafica contra su edad, que por lo regular se expresa como un porcentaje de su esperanza de vida máxima.
curva J: curva de crecimiento, con forma de J, de una población en crecimiento exponencial en la que números crecientes de individuos se unen a la población durante cada periodo sucesivo.
curva S: curva de crecimiento, con forma de S, que describe a una población de organismos longevos que se introducen en una área nueva; consiste en un periodo inicial de crecimiento exponencial seguido de un índice de crecimiento decreciente y, por último, estabilidad relativa en torno a un índice de crecimiento de cero.
cutícula: recubrimiento céreo o graso de las superficies expuestas de las células epidérmicas de muchas plantas terrestres; favorece la retención de agua.
danza ondulante: forma simbólica de comunicación empleada por las abejas recolectoras para comunicar la ubicación de una fuente de alimentos a sus compañeras de colmena.
de vida libre: no parásito.
deficiencia inmunitaria combinada grave (SCID): trastorno en el que no se forman células inmunitarias, o se forman muy pocas; el sistema inmunitario no puede responder adecuadamente a la invasión de organismos patógenos y el individuo es muy vulnerable a infecciones comunes.
deforestación: tala excesiva de árboles, principalmente en las selvas tropicales, para desmontar tierras destinadas a la agricultura.
demografía: estudio de los cambios en la población humana. Los demógrafos, con la ayuda de complejas tablas de vida, miden y comparan diversos aspectos de las poblaciones humanas en distintos países y regiones del mundo.
dendrita: ramificación que se extiende hacia afuera desde el cuerpo celular de una neurona; se especializa en responder a las señales provenientes del medio externo o de otras neuronas.
dependiente de la densidad: todo factor, como la depredación, que limita el tamaño de una población con más eficacia a medida que la densidad de población aumenta.
deposición ácida: sedimentación de ácido nítrico o sulfúrico, ya sea disuelto en la lluvia (lluvia ácida) o en forma de partículas secas, como resultado de la producción de óxidos de nitrógeno o dióxido de azufre por combustión, principalmente de combustibles fósiles.
depredación: el acto de matar y comer otro organismo vivo.
depredador: organismo que mata y come otros organismos.
deriva genética: cambio en la frecuencia de los alelos de una población pequeña por razones puramente fortuitas.
dermis: capa de piel que está debajo de la epidermis; se compone de tejido conectivo y contiene vasos sanguíneos, músculos, terminaciones nerviosas y glándulas.
desarrollo: proceso por el cual un organismo se convierte en adulto a partir de un óvulo fecundado y que concluye con la muerte.
desarrollo directo: ruta de desarrollo en la que el hijo nace como una versión en miniatura del adulto y su forma corporal no cambia radicalmente al crecer y madurar.
desarrollo indirecto: ruta de desarrollo en la que un descendiente sufre cambios radicales en su forma corporal a medida que madura.
desarrollo sustentable: actividades humanas que satisfacen necesidades presentes para obtener una calidad razonable de vida sin exceder los límites de la naturaleza y sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras de satisfacer sus necesidades.
descomponedor: organismo, generalmente un hongo o una bacteria, que digiere material orgánico secretando enzimas digestivas en el medio; al mismo tiempo, el proceso libera nutrimentos hacia el medio.
desertificación: propagación de los desiertos como resultado de las actividades humanas.
desierto: bioma en el que caen menos de 25 a 50 centímetros (de 10 a 20 pulgadas) de lluvia cada año.
desmosoma: fuerte empalme de una célula con otra que fija células adyacentes entre sí.
desnaturalización: disrupción de la estructura secundaria y/o terciaria de una proteína, dejando intacta su secuencia de aminoácidos. Las proteínas desnaturalizadas ya no pueden desempeñar sus funciones biológicas.
desove: método de fecundación externa en el que los progenitores (macho y hembra) liberan gametos en el agua, y los espermatozoides deben nadar para llegar a los óvulos.
detritívoro: miembro de un variado grupo de organismos, que comprende desde gusanos hasta buitres, que vive de los desperdicios y restos muertos de otros organismos.
deuterostoma: animal que presenta una modalidad de desarrollo embrionario en la que el celoma se forma a partir de evaginaciones del intestino, como en los equinodermos y los cordados.
diabetes mellitus: enfermedad que se caracteriza por defectos en la producción, liberación o recepción de insulina y por altos niveles de glucosa en la sangre que fluctúan con la ingesta de azúcar.
diafragma: **1** en el sistema respiratorio, músculo con forma de domo que constituye el piso de la cavidad torácica y que, cuando se contrae, tira de sí mismo hacia abajo para agrandar la cavidad torácica e introducir aire en los pulmones. **2** En un sentido reproductivo, capuchón de caucho anticonceptivo que ajusta perfectamente sobre el cuello del útero e impide la entrada de espermatozoides, con lo cual se imposibilita el embarazo.
diálisis: difusión pasiva de sustancias a través de una membrana semipermeable artificial.
diatomea: protista que incluye formas fotosintetizadoras con cubiertas externas vítreas compuestas de dos partes; las diatomeas son importantes organismos fotosintetizadores de aguas dulces y saladas.
dicotiledónea: planta con flores que se caracteriza por tener embriones con dos cotiledones, u hojas seminales, modificados para almacenar alimento.
diferenciación: proceso mediante el cual células relativamente poco especializadas, en particular de embriones, se especializan para convertirse en tipos de tejidos determinados.
difosfato de adenosina (ADP): molécula compuesta del azúcar ribosa, la base adenina y dos grupos fosfato; componente del ATP.
difusión: desplazamiento neto de partículas de una región de alta concentración de ellas a una región de baja concentración, inducido por el gradiente de concentración; puede llevarse a cabo dentro de un fluido en su totalidad, o a través de una barrera, como una membrana, por ejemplo.
difusión facilitada: difusión de moléculas a través de una membrana, asistida por poros de naturaleza proteínica o transportadores integrados a la membrana.
difusión simple: difusión de agua, gases disueltos o moléculas solubles en lípidos a través de la bicapa fosfolipídica de una membrana celular.
digestión: proceso de degradación física y química de los alimentos para convertirlos en moléculas capaces de ser absorbidas por las células.
digestión extracelular: degradación física y química del alimento que se lleva a cabo fuera de una célula, normalmente en una cavidad digestiva.
digestión intracelular: degradación química del alimento dentro de células individuales.
dinoflagelado: protista que incluye formas fotosintetizadoras con dos flagelos que se proyectan a través de placas que semejan una armadura; los dinoflagelados son abundantes en los océanos; se reproducen con rapidez y dan origen a las “mareas rojas”.
dioico: término que se aplica a los organismos en que los gametos masculino y femenino son producidos por individuos diferentes, no por uno solo.
diploide: célula que tiene pares de cromosomas homólogos.
disacárido carbohidrato que se forma por el enlace covalente de dos monosacáridos.
disco embrionario: en el desarrollo embrionario de los humanos, es el grupo de células planas y de dos capas que separa la cavidad amniótica del saco vitelino.
disco intervertebral: cojincillo de cartílago entre dos vértebras que actúa como amortiguador de impactos.
disolvente: líquido capaz de disolver (dispersar de manera uniforme) otras sustancias en sí mismo.
dispositivo intrauterino (DIU): pequeña espira, objeto curvo de forma irregular o escudo de cobre o plástico que se inserta en el útero; método anticonceptivo que actúa irritando el revestimiento del útero para que no reciba el embrión.
disruptores endocrinos: contaminantes ambientales que interfieren con la función endocrina, en muchos casos trastornando la acción de las hormonas sexuales.
distribución aleatoria: distribución característica de poblaciones en la que la probabilidad de encontrar un individuo es igual en todas las partes de una área.
distribución independiente: véase *ley de distribución independiente de los caracteres.*

distribución agrupada: distribución característica de las poblaciones en las que los individuos se asocian en grupos; éstos pueden ser sociales o estar basados en la necesidad de un recurso localizado.
distribución uniforme: distribución característica de una población que tiene un reparto relativamente regular de los individuos, comúnmente como resultado de un comportamiento territorial.
divergencia: condición en la que un número reducido de neuronas aportan estímulos a un número mayor de células.
división: categoría taxonómica comprendida dentro de un reino y constituida por clases afines de plantas, hongos, bacterias o protistas parecidos a plantas.
división celular: división de una célula en dos; es el proceso de reproducción celular.
división celular meiótica: meiosis seguida de citocinesis.
división celular mitótica: mitosis seguida de citocinesis.
división parasimpática: división del sistema nervioso autónomo que produce respuestas en buena parte involuntarias relacionadas con el mantenimiento de funciones normales del cuerpo, como la digestión.
división simpática: división del sistema nervioso autónomo que produce respuestas en gran medida involuntarias para preparar al cuerpo ante situaciones de tensión o que demandan mucha energía.
DNA helicasa: enzima que ayuda a desenroscar la doble hélice de DNA durante la duplicación de este último.
DNA ligasa: enzima que une los azúcares y fosfatos en una cadena de DNA para formar un esqueleto continuo de azúcar-fosfato.
DNA polimerasa: enzima que enlaza los nucleótidos de DNA para formar una cadena continua, con base en una cadena de DNA preexistente que se usa como plantilla o molde.
DNA recombinante: DNA que ha sido alterado por la recombinación de genes de un organismo distinto, por lo regular de otra especie.
doble enlace covalente: enlace covalente en el que dos átomos comparten dos pares de electrones.
doble hélice: forma de la molécula de DNA de doble cadena; es como una escalerilla retorcida a lo largo con forma de sacacorchos.
dominancia apical: fenómeno mediante el cual el extremo de un brote en crecimiento inhibe el retoño de yemas laterales.
dominancia incompleta: patrón hereditario en el cual el fenotipo heterocigótico es intermedio entre los dos fenotipos homocigóticos.
dominante: alelo capaz de determinar en su totalidad el fenotipo de los heterocigotos, de modo que resulta imposible distinguir a éstos de los individuos homocigóticos con respecto al alelo; en los heterocigotos se enmascara totalmente la expresión del otro alelo (el recesivo).
dominio: la categoría más amplia de clasificación de los organismos; los organismos se clasifican en tres dominios: Bacteria, Archaea y Eukarya.
dopamina: transmisor cerebral que tiene acciones principalmente inhibitorias. La pérdida de neuronas que contienen dopamina da origen a la enfermedad de Parkinson.
dormancia o letargo: estado en el que un organismo no crece ni se desarrolla; se caracteriza generalmente por una reducción de la actividad metabólica y resistencia a condiciones ambientales adversas.
dorsal: referente a la superficie superior, posterior o más alta de un animal cuya cabeza está orientada hacia delante.
ducha vaginal: lavado de la vagina después del coito, en un intento por arrastrar los espermatozoides antes que entren en el útero; es un método anticonceptivo poco eficaz.
duplicación del DNA: proceso de copiado de la molécula de DNA de doble cadena; produce dos dobles hélices idénticas de DNA.
duramen: xilema más viejo que contribuye a la resistencia del tronco de los árboles.
ecdisona: hormona esteroide que inicia la muda en los insectos y otros artrópodos.
ecolocalización: uso de sonidos ultrasónicos, que rebotan en los objetos cercanos, para generar una "imagen" auditiva del medio circundante; la utilizan los murciélagos y los delfines.
ecología: estudio de las relaciones entre los organismos y con su entorno inanimado.
ecosistema: todos los organismos comprendidos en una región definida, junto con su entorno inanimado.
ectodermo: la capa más externa de tejido embrionario que da origen a estructuras como el pelo, la epidermis y el sistema nervioso.
ectotérmico: un animal obtiene la mayor parte de su calor corporal de su ambiente. Las temperaturas corporales de los ectotérmicos varían con la temperatura ambiental.
efecto fundador: tipo de deriva genética en el que una población aislada fundada por un número reducido de individuos desarrolla frecuencias alélicas muy diferentes de las de la población progenitora, como resultado de la inclusión fortuita de cantidades desproporcionadas de ciertos alelos en los fundadores.
efecto invernadero: proceso en el que ciertos gases, como el dióxido de carbono y el metano, atrapan la energía de la luz solar en forma de calor, en la atmósfera de un planeta; el vidrio de un invernadero produce el mismo efecto. El resultado, el calentamiento global, se intensifica debido a la producción de estos gases por los seres humanos.
efector: parte del cuerpo (normalmente un músculo o una glándula) que ejecuta respuestas bajo la dirección del sistema nervioso.
eficacia biológica: éxito reproductivo de un organismo; se expresa comúnmente en relación con el éxito reproductivo promedio de todos los individuos de la misma población.
eficacia biológica inclusiva: éxito reproductivo de todos los organismos que tienen un alelo determinado; normalmente se expresa en relación con el éxito reproductivo promedio de todos los individuos de la misma población; compárese con *eficacia biológica*.
El Niño: reducción en la intensidad de los vientos del noreste que causa una alteración generalizada de los patrones del tiempo meteorológico.
electrocardiograma (ECG): resultado de la lectura de un instrumento que registra la actividad eléctrica generada por los potenciales de acción del músculo cardiaco. Estas señales eléctricas se miden por medio de electrodos colocados en lugares específicos de la superficie del cuerpo.
electroforesis en gel: técnica en la que se colocan moléculas (como fragmentos de DNA) en pistas restringidas de una lámina fina de material gelatinoso y se exponen a un campo eléctrico: las moléculas migran con una rapidez que está determinada por ciertas características, como el tamaño.
electrolocalización: producción de señales eléctricas de alta frecuencia mediante un órgano eléctrico situado delante de la cola de los peces débilmente eléctricos; se utiliza para detectar y localizar objetos cercanos.
electrón: partícula subatómica presente en una capa electrónica que rodea el núcleo de un átomo; posee una unidad de carga negativa y muy poca masa.
elemento: sustancia que no se puede descomponer ni transformar en una sustancia más simple a través de medios químicos ordinarios.
elemento de vaso: una de las células de un vaso de xilema; alargada, muerta en la madurez, con gruesas paredes celulares laterales lignificadas para brindar sostén, pero con muchas perforaciones o sin pared en los extremos.
elemento del tubo criboso: una de las células de un tubo criboso, que forman el floema.
embrión: en los animales, etapas del desarrollo que se inician con la fecundación del óvulo y culminan con la eclosión o el nacimiento; en los mamíferos, en particular, etapas iniciales en las que el animal en desarrollo aún no se asemeja al adulto de su especie.
emigración: migración de individuos fuera de una región.
endergónico(a): dícese de una reacción química que necesita una aportación de energía para llevarse a cabo; reacción "cuesta o corriente arriba".
endocitosis: proceso por el que la membrana plasmática fagocita el material extracelular y forma sacos envueltos en membrana que entran en el citoplasma e introducen el material en la célula.
endocitosis mediada por receptores: toma selectiva de moléculas del fluido extracelular por unión a un receptor situado en una fosa recubierta de la membrana plasmática; luego, la fosa recubierta se estrangula para formar una vesícula que se introduce en el citoplasma.
endodermis: la capa más interna de células pequeñas y estrechamente ajustadas de la corteza de la raíz, que forman un anillo en torno del cilindro vascular.
endodermo: la capa tisular embrionaria más interna que da origen a estructuras como el revestimiento de los tractos digestivo y respiratorio.
endoesqueleto: esqueleto rígido interno con articulaciones flexibles que permiten el movimiento.
endometrio: revestimiento nutritivo interior del útero.
endorfina: miembro de un grupo de neuromoduladores cerebrales peptídicos de los vertebrados que, al reducir la sensación de dolor, imita en parte la acción de los narcóticos opiáceos.
endospermo: tejido triploide que almacena alimento en las semillas de las plantas con flores para nutrir al embrión vegetal en desarrollo.
endospora: estructura protectora en reposo de ciertas bacterias con forma de bastón que soporta las condiciones ambientales desfavorables.
endotérmico: animal que obtiene la mayor parte de su calor corporal de las actividades metabólicas. La temperatura corporal de un animal endotérmico permanece relativamente constante dentro de un intervalo de temperaturas ambientales.
energía: capacidad para realizar trabajo.

energía cinética: la energía de movimiento; incluye luz, calor, movimiento mecánico y electricidad.
energía de activación: en una reacción química, la energía necesaria para obligar a las capas electrónicas de los reactivos a juntarse antes de la formación de los productos.
energía potencial: energía "almacenada", normalmente, energía química o energía de posición dentro de un campo gravitacional.
enfermedad autoinmune: trastorno en el que el sistema inmunitario genera anticuerpos contra las células del propio cuerpo.
enfermedad de Huntington: trastorno genético incurable, cuya causa es un alelo dominante, que provoca un deterioro cerebral progresivo con pérdida de coordinación motriz, movimientos agitados, alteraciones de la personalidad y finalmente la muerte.
enfermedad de transmisión sexual: enfermedad que se transmite de una persona a otra por contacto sexual.
enfisema: afección en la que los alveolos pulmonares se tornan frágiles y se rompen, lo que reduce el área para el intercambio de gases.
enlace covalente: enlace químico entre átomos en el que se comparten electrones.
enlace covalente no polar: enlace covalente en el que los electrones se comparten equitativamente.
enlace covalente polar: enlace covalente en el que los electrones se comparten de forma desigual, de manera que un átomo es relativamente negativo y el otro es relativamente positivo.
enlace covalente sencillo: enlace covalente en el que dos átomos comparten un par de electrones.
enlace covalente triple: enlace covalente en el que dos átomos comparten tres pares de electrones.
enlace iónico: enlace químico que se forma debido a la atracción eléctrica entre iones con carga positiva y iones con carga negativa.
enlace peptídico: enlace covalente entre el nitrógeno del grupo amino de un aminoácido y el carbono del grupo carboxilo de un segundo aminoácido; une dos aminoácidos en un péptido o una proteína.
enlace químico: fuerza de atracción entre átomos vecinos que los mantiene unidos en una molécula.
entrecruzamiento: intercambio de segmentos correspondientes de las cromátidas de dos cromosomas homólogos durante la meiosis.
entrenudo: parte de un tallo comprendida entre dos nudos.
entropía: medida del grado de aleatoriedad y desorden en un sistema.
envejecimiento: acumulación gradual de daño aleatorio a las moléculas biológicas esenciales, en particular el DNA, que comienza en una etapa muy temprana de la vida. Con el tiempo, la capacidad del cuerpo para reparar el daño se ve excedida, lo que provoca deterioro en las funciones a todos niveles, desde las células hasta los tejidos y órganos.
envoltura nuclear: sistema de doble membrana que rodea al núcleo de las células eucarióticas; la membrana externa suele continuar en el retículo endoplásmico.
enzima: catalizador de naturaleza proteica que acelera reacciones biológicas específicas.
enzima de restricción: enzima que se aísla generalmente de bacterias y que corta DNA de doble cadena en una secuencia de nucleótidos específica; la secuencia de nucleótidos cortada difiere según la enzima de restricción.
eosinófilo: tipo de leucocito que converge hacia los invasores parasitarios y libera sustancias que los exterminan.
epicótilo: parte del brote embrionario situado arriba de los cotiledones, pero debajo de la punta del brote.
epidermis: en los animales, tejido epitelial especializado que forma la capa externa de la piel; en las plantas, la capa celular más externa de una hoja, una raíz joven o un tallo tierno.
epidídimo: serie de tubos que tienen comunicación con los túbulos seminíferos de los testículos y reciben esperma de ellos.
epiglotis: lengüeta de cartílago de la parte baja de la laringe que cubre el orificio de ésta durante la deglución; dirige el alimento hacia el esófago.
equilibrio genético: estado en el que las frecuencias de alelos y la distribución de genotipos de una población no cambian de una generación a la siguiente.
equilibrio químico: condición en la que la reacción "directa" que convierte los reactivos en productos se lleva a cabo con la misma rapidez que la reacción "inversa", la cual transforma los productos en reactivos, de forma tal que no se altera la composición química.
eritroblastosis fetal: afección en la cual los eritrocitos de un bebé Rh positivo recién nacido son atacados por los anticuerpos que produce su madre Rh negativa, lo que provoca ictericia y anemia. Dos posibles consecuencias de un tratamiento inadecuado son retraso mental y muerte.
eritrocito: glóbulo rojo de la sangre que participa activamente en el transporte de oxígeno y contiene el pigmento rojo hemoglobina.
eritropoyetina: hormona que producen los riñones en respuesta a una deficiencia de oxígeno, lo que estimula la producción de eritrocitos por la médula ósea.
escala pH: escala, con valores de 0 a 14, que se usa para medir la acidez relativa de una solución; una solución con pH = 7 es neutra, un pH de 0 a 7 es ácido y de 7 a 14, alcalino; cada unidad de la escala representa un cambio de 10 veces en la concentración de H^+.
esclerénquima: tipo de célula vegetal con paredes celulares secundarias gruesas y endurecidas, que generalmente muere como última etapa de la diferenciación y brinda sostén y protección al cuerpo de la planta.
esclerótica: capa blanca y fibrosa de tejido conectivo que cubre el exterior del globo ocular y forma la parte blanca del ojo.
escroto: bolsa de piel que contiene los testículos en los mamíferos macho.
esfínter pilórico: músculo circular situado en la base del estómago; regula el paso de quimo al intestino delgado.
esfínter precapilar: anillo de músculo liso entre una arteriola y un capilar que regula el flujo de sangre hacia el lecho capilar.
esófago: conducto muscular por el que pasa el alimento desde la faringe al estómago en los seres humanos y en otros mamíferos.
especiación: proceso de formación de especies en el que una sola especie se divide en dos o más.
especiación alopátrica: especiación que ocurre cuando dos poblaciones están separadas por una barrera física que impide el flujo de genes entre ellas (aislamiento geográfico).
especiación simpátrica: especiación que se da en poblaciones que no están divididas físicamente; por lo regular se debe a aislamiento ecológico o a aberraciones cromosómicas (como poliploidia).
especie: la unidad básica de la clasificación taxonómica consistente en una población o una serie de poblaciones de organismos estrechamente relacionados y similares. En los organismos de reproducción sexual, una especie se define como una población o serie de poblaciones de organismos que se cruzan libremente en condiciones naturales, pero que no se cruzan con miembros de otras especies.
especie clave: especie cuya influencia sobre la estructura comunitaria es mayor de lo que sugeriría su abundancia.
especie en peligro crítico de extinción: especie que enfrenta un riesgo extremo de extinción en estado silvestre y en el futuro inmediato.
especie en peligro de extinción: especie que enfrenta un riesgo muy alto de extinción en estado silvestre y en el futuro inmediato.
especie exótica: especie extraña que se introduce en un ecosistema donde no evolucionó; las especies de este tipo pueden prosperar y desarrollarse mejor que las especies nativas.
especie invasora: organismos con un elevado potencial biótico que se introducen (deliberadamente o por accidente) en ecosistemas donde no evolucionaron y donde encuentran poca resistencia ambiental; tienden a desplazar a las especies nativas.
especie vulnerable: especie que enfrenta un elevado riesgo de extinción en el mediano plazo.
especies amenazadas: todas las especies clasificadas como en peligro de extinción, en peligro crítico de extinción o vulnerables.
espermátida: célula haploide derivada del espermatocito secundario por meiosis II; al diferenciarse, da origen al espermatozoide maduro.
espermatocito primario: célula diploide, derivada del espermatogonio por crecimiento y diferenciación, que sufre meiosis para producir cuatro espermatozoides.
espermatocito secundario: célula haploide grande derivada por meiosis I del espermatocito primario diploide.
espermatóforo: en una variación de la fecundación interna en algunos animales, los machos guardan sus espermatozoides en un recipiente que puede insertarse en el tracto reproductor femenino.
espermatogénesis: proceso por el cual se forman los espermatozoides.
espermatogonio: célula diploide que reviste las paredes de los túbulos seminíferos y que da origen a un espermatocito primario.
espermatozoide: el gameto masculino haploide, normalmente pequeño, móvil y con poco citoplasma en su interior.
espermicida: sustancia que mata espermatozoides; se usa para fines anticonceptivos.
espícula: subunidad del endoesqueleto de las esponjas; está hecha de proteína, sílice o carbonato de calcio.
espina: excrecencia dura y puntiaguda de un tallo; normalmente es una rama modificada.
espiráculo: abertura en el segmento abdominal de los insectos, a través del cual ingresa aire en la tráquea.
espirilo: bacteria en forma de espiral.
espora: en las plantas y los hongos, célula reproductora haploide que puede desarrollarse para convertirse en un adulto sin fusionarse con otra célula (es decir, sin fecundación). En las bacterias y algunos otros organismos, estado del ciclo de vida que es resistente a las condiciones ambientales extremas.

esporangio: estructura en la que se producen las esporas.
esporofito: forma diploide de una planta que produce esporas haploides asexuales por meiosis.
esporozoarios: protistas parásitos con un ciclo de vida complejo en el que por lo regular interviene más de un huésped; se llaman así por su capacidad para formar esporas infecciosas. Un esporozoario muy conocido (género *Plasmodium)* causa el paludismo.
esqueleto: estructura de soporte del cuerpo, sobre el cual actúan los músculos para cambiar la configuración del cuerpo; puede ser externo o interno.
esqueleto apendicular: parte del esqueleto que comprende los huesos de las extremidades y sus uniones al esqueleto axial; cinturas pectoral y pelviana, los brazos, piernas, manos y pies.
esqueleto axial: esqueleto que constituye el eje del cuerpo; incluye el cráneo, la columna vertebral y la caja torácica.
esqueleto de azúcar-fosfato: parte importante de la estructura del DNA; se forma por la unión del azúcar de un nucleótido con el fosfato del nucleótido adyacente en una cadena de DNA.
esqueleto hidrostático: tipo de organismo que utiliza un fluido contenido en compartimientos del cuerpo para brindar soporte y masa contra la que los músculos pueden contraerse.
estambre: estructura reproductora masculina de la flor; consta de filamento y antera, en la que se desarrollan granos de polen.
esterilidad híbrida: reducción de la fecundidad (por lo regular esterilidad absoluta) de los descendientes híbridos de dos especies.
esterilización: método anticonceptivo, por lo general definitivo, en el que se interrumpen las vías por las que normalmente pasan los espermatozoides (conducto deferente) o el óvulo (oviductos); es la forma más común de control de la natalidad.
esteroide: lípido que consiste de cuatro anillos de carbono fusionados, con varios grupos funcionales unidos.
estigma: extremo de un carpelo que captura el polen.
estilo: filamento que conecta el estigma de un carpelo con el ovario que se encuentra en su base.
estoma: abertura ajustable en la epidermis de una hoja, rodeada por un par de células oclusivas, que regula la difusión de dióxido de carbono y agua hacia el interior y el exterior de la hoja.
estolón: tallo que crece horizontalmente y podría dar origen a nuevas plantas en nudos que tocan el suelo.
estómago: bolsa muscular entre el esófago y el intestino delgado, donde se almacena el alimento que se desintegra mecánicamente; sitio donde se inicia la digestión de las proteínas.
estría primitiva: en reptiles, aves y mamíferos, la región del ectodermo del disco embrionario de dos capas a través del cual migran células para formar el mesodermo.
estrógeno: en los vertebrados, hormona sexual femenina que producen las células del folículo del ovario; estimula el desarrollo del folículo, la ovogénesis, el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios y el crecimiento del revestimiento uterino.
estrógenos ambientales: sustancias químicas del ambiente que simulan algunos de los efectos de los estrógenos en los animales.
estroma: el material semifluido dentro de los cloroplastos, donde están incrustados los *grana.*
estructura cuaternaria: la compleja estructura tridimensional de una proteína compuesta por más de una cadena peptídica.
estructura de edades: distribución de machos y hembras en una población de acuerdo con grupos de edad.
estructura primaria: la secuencia de aminoácidos de una proteína.
estructura secundaria: estructura regular repetitiva que adoptan las cadenas proteicas unidas por puentes de hidrógeno; por ejemplo, en una hélice.
estructura terciaria: la compleja estructura tridimensional de una sola cadena peptídica; mantiene su forma gracias a puentes disulfuro entre cisteínas.
estructura vestigial: estructura que no tiene función aparente, pero es homóloga a estructuras funcionales en organismos relacionados y es prueba de la evolución.
estructuras análogas: estructuras con funciones similares y apariencia superficialmente semejante, pero con diferente anatomía, como las alas de los insectos y de las aves. Las semejanzas se deben a presiones ambientales similares, no a una ascendencia común.
estructuras homólogas: estructuras que pueden diferir en cuanto a función, pero que tienen una anatomía similar, al parecer, porque los organismos que las poseen descienden de antepasados comunes.
estuario: zona pantanosa que se forma donde un río desemboca en el océano; en los estuarios la salinidad es muy variable, pero es menor que en el agua de mar y mayor que en el agua dulce.
etileno: hormona vegetal que favorece la maduración de los frutos y la caída de hojas y frutos.
etología: estudio del comportamiento de los animales en condiciones naturales o casi naturales.
eucariota: organismo cuyas células son eucarióticas; las plantas, los animales, los hongos y los protistas son eucariotas.
eucariótico(a): dícese de las células de organismos del dominio Eukarya (plantas, animales, hongos y protistas). Las células eucarióticas tienen material genético encerrado en un núcleo envuelto en una membrana y contienen otros organelos envueltos en membranas.
euglénido: protista que se caracteriza por tener uno o más flagelos, que asemejan látigos y se usan para la locomoción, y un fotorreceptor que detecta la luz. Los euglénidos son fotosintéticos, pero, si se les priva de clorofila, algunos de ellos son capaces de nutrirse de manera heterótrofa.
Eukarya: uno de los tres dominios de la vida; comprende todos los eucariotas (plantas, animales, hongos y protistas).
evolución: proceso continuo de transformación de las especies a través de cambios en las generaciones sucesivas y a partir de formas de vida ya existentes; en sentido estricto, todo cambio en las proporciones de diferentes genotipos en una población, de una generación a la siguiente.
evolución convergente: evolución independiente de estructuras semejantes entre organismos no emparentados, como resultado de presiones ambientales similares; véase *estructuras análogas.*
evolución cultural: cambios que se producen en el comportamiento de una población de animales, en especial de seres humanos, en virtud del aprendizaje de comportamientos adquiridos por miembros de generaciones precedentes.
evolución divergente: cambio evolutivo en el que las diferencias entre dos linajes se vuelven más pronunciadas con el paso del tiempo.
evolución prebiótica: evolución antes de que existiera la vida; en especial, la síntesis abiótica de moléculas orgánicas.
excreción: eliminación de sustancias residuales del organismo; puede llevarse a cabo desde el sistema digestivo, las glándulas cutáneas, el sistema urinario o los pulmones.
exergónico(a): dícese de una reacción química que libera energía, ya sea en forma de calor o de mayor entropía; es una reacción "corriente abajo".
exhalación: acto de eliminar aire de los pulmones como resultado de un relajamiento de los músculos respiratorios.
exocitosis: proceso por el que se encierra material intracelular en un saco de paredes membranosas que se desplaza hasta la membrana plasmática, se fusiona con ésta y libera el material fuera de la célula.
exoesqueleto: esqueleto rígido externo que sostiene el cuerpo, protege los órganos internos y tiene articulaciones flexibles que permiten el movimiento.
exón: segmento de DNA de un gen eucariótico que codifica los aminoácidos de una proteína (véase también *intrón).*
experimento: en el método científico, puesta a prueba de una hipótesis mediante observaciones controladas que llevan a una conclusión.
extensor: músculo que extiende una articulación.
extinción: muerte de todos los miembros de una especie.
extinción masiva: extinción relativamente súbita de muchas formas de vida como resultado de un cambio ambiental. El registro fósil revela cinco extinciones masivas en nuestro tiempo geológico.
factor Rh: proteína presente en los glóbulos rojos de algunas personas (Rh-positivas), pero no en los de otras (Rh-negativas); la exposición de individuos Rh-negativos a sangre Rh-positiva causa la producción de anticuerpos para los glóbulos Rh-positivos.
fagocitosis: tipo de endocitosis en la que extensiones de la membrana plasmática envuelven a partículas extracelulares y las transportan al interior de la célula.
familia: categoría taxonómica comprendida dentro de un orden y que se compone de géneros afines.
faringe: en los vertebrados, cámara situada en la parte posterior de la boca y que forma parte de los sistemas digestivo y respiratorio; en algunos invertebrados, porción del tubo digestivo localizado inmediatamente detrás de la boca.
fecundación: fusión de los gametos haploides masculino y femenino para formar un cigoto.
fecundación cruzada: unión del espermatozoide y el óvulo de dos individuos de la misma especie.
fecundación doble: en las plantas con flores, fusión de dos núcleos de espermatozoides con los núcleos de dos células del gametofito femenino. Un núcleo de espermatozoide se fusiona con el óvulo para formar el cigoto; el segundo núcleo de espermatozoide se fusiona con los dos núcleos haploides de la célula endospérmica primaria para formar una célula endospérmica triploide.

fecundación externa: unión del espermatozoide y el óvulo fuera del cuerpo de uno u otro de los progenitores.

fecundación interna: unión del espermatozoide y el óvulo dentro del cuerpo de la hembra.

fenotipo: características físicas de un organismo; se pueden definir como apariencia externa (por ejemplo, el color de las flores), como conducta o en términos moleculares (como glucoproteínas en los glóbulos rojos).

fermentación: reacciones anaeróbicas que transforman el ácido pirúvico producido por glucólisis en ácido láctico o alcohol y CO_2.

feromona: sustancia producida por un organismo que altera la conducta o el estado fisiológico de otro miembro de la misma especie.

fertilidad en el nivel de reposición (RLF): tasa de nacimiento promedio con la que una población reproductora se remplaza exactamente durante su vida.

feto: etapas tardías del desarrollo embrionario de los mamíferos (después del segundo mes en el caso de los seres humanos), cuando el animal en desarrollo comienza a asemejarse al adulto de la especie.

fibra muscular: célula muscular individual.

fibras de Purkinje: células especializadas del músculo cardiaco que conducen rápidamente señales eléctricas hacia arriba dentro de las paredes ventriculares, provocando su contracción simultánea.

fibrilación: contracciones rápidas, mal coordinadas e ineficaces de las células del músculo cardiaco.

fibrina: proteína coagulante que se forma en la sangre en respuesta a una herida; se une a otras moléculas de fibrina y constituye una matriz en torno a la cual se forma un coágulo sanguíneo.

fibrinógeno: forma inactiva de la proteína coagulante fibrina. El fibrinógeno se convierte en fibrina gracias a la enzima trombina, que se produce como respuesta a una lesión.

fibrosis quística: trastorno hereditario que se caracteriza por la acumulación de sal en los pulmones y la producción de una mucosidad espesa y pegajosa que obstruye las vías respiratorias, restringe el intercambio de aire y favorece las infecciones.

ficocianina: pigmento azul o púrpura que se encuentra en las membranas de los cloroplastos y sirve como molécula auxiliar para recolectar luz en los fotosistemas tilacoides.

fiebre: elevación de la temperatura corporal provocada por sustancias químicas (pirógenos) que liberan los leucocitos en respuesta a una infección.

fijación de carbono: etapas iniciales del ciclo C_3, en las que el dióxido de carbono reacciona con el bisfosfato de ribulosa para formar una molécula orgánica estable.

fijación de nitrógeno: proceso que combina nitrógeno atmosférico con hidrógeno para formar amonio (NH_4^+).

filamento: en las flores, el pedúnculo del estambre, que porta una antera en la punta.

filamento delgado: en el sarcómero, cadena proteica que interactúa con filamentos gruesos para producir contracción muscular; se compone primordialmente de actina, con proteínas accesorias.

filamento grueso: en el sarcómero, haz de miosina que interactúa con filamentos delgados para producir contracción muscular.

filamento intermedio: parte del citoesqueleto de las células eucarióticas que probablemente tiene como función principal el sostén; se compone de varios tipos de proteínas.

filogenia: la historia evolutiva de un grupo de especies.

filotráquea o pulmón libro: estructura compuesta de capas delgadas de tejido, semejantes a las páginas de un libro, que se encuentra encerrada en una cámara y sirve como órgano respiratorio de ciertos tipos de arácnidos.

filtración: dentro de la cápsula de Bowman de cada nefrona del riñón, proceso por el que se bombea la sangre a presión, a través de los capilares permeables de los glomérulos para forzar la salida de agua, residuos disueltos y nutrimentos.

filtrado: líquido que se obtiene de una filtración; en los riñones, el líquido producto de la filtración de la sangre a través de los capilares glomerulares.

fimbria: en los mamíferos hembra, prolongaciones ciliadas del oviducto, parecidas a dedos, que empujan el óvulo desde el ovario hacia el oviducto durante la ovulación.

fisión: reproducción asexual que tiene lugar cuando un cuerpo se divide en dos organismos más pequeños y completos.

fisión binaria: proceso por el cual una bacteria se divide a la mitad y produce dos descendientes idénticos.

fitocromo: pigmento vegetal sensible a la luz que media muchas respuestas de las plantas a la luz, como la floración, el alargamiento de los tallos y la germinación de las semillas.

fitoplancton: protistas fotosintetizadores que abundan en los ambientes marinos y de agua dulce.

flagelo: extensión larga de la membrana plasmática, parecida a un pelo; en las células eucarióticas, contiene microtúbulos dispuestos según un patrón de 9 + 2. El movimiento de los flagelos impulsa a ciertas células en los medios líquidos.

flexor: músculo que flexiona (reduce el ángulo de) una articulación.

floema: tejido conductor de las plantas vasculares que transporta verticalmente una solución concentrada de azúcares en la planta.

floema primario: floema de tallos jóvenes producidos a partir de un meristemo apical.

floema secundario: floema producido a partir de las células que surgen hacia el exterior del cambium vascular.

flor: estructura reproductora de las angiospermas.

flor completa: flor que tiene las cuatro partes florales (sépalos, pétalos, estambres y carpelos).

flor incompleta: flor a la que le falta alguna de las cuatro partes florales (sépalos, pétalos, estambres o carpelos).

florígena: miembro de un grupo de hormonas vegetales que activan o inhiben la floración; la duración del día es un estímulo.

fluido: un líquido o gas.

flujo de genes: desplazamiento de alelos de una población a otra como resultado de la migración de organismos individuales.

flujo en masa: movimiento armónico de muchas moléculas de un gas o líquido, de una región de mayor presión a una de presión más reducida.

folículo: en el ovario de los mamíferos hembra, el ovocito y las células accesorias que lo rodean.

folículo piloso: glándula de la dermis en los mamíferos, formada a partir de tejido epitelial, que produce el pelo.

foraminífero: protista acuático (principalmente marino) que se caracteriza por tener una concha de carbonato de calcio muy elaborada.

formación reticular: red difusa de neuronas que se extiende desde el rombencéfalo, pasando por el mesencéfalo y llega a las regiones inferiores del prosencéfalo; participa en el filtrado de señales sensoriales y en la regulación de la información que se retransmite a los centros conscientes del cerebro para atención posterior.

fosfolípido: lípido que consiste en glicerina unida a dos moléculas de ácido graso y un grupo fosfato, el cual lleva otro grupo de átomos que por lo regular está cargado y contiene nitrógeno. Una doble capa de fosfolípidos es un componente de todas las membranas celulares.

fósil: restos de un organismo muerto, normalmente preservados en roca; pueden ser huesos o madera petrificada; conchas; impresiones de formas corporales, como plumas, piel u hojas; o marcas dejadas por organismos, como huellas, por ejemplo.

fotón: la unidad más pequeña de energía luminosa.

fotopigmento: sustancia química de células fotorreceptoras que, al incidir en ella la luz, cambia su conformación molecular.

fotorreceptor: célula receptora que responde a la luz; en vertebrados, los bastones y conos.

fotorrespiración: serie de reacciones en las plantas en las que el O_2 remplaza al CO_2 durante el ciclo C_3, lo que impide la fijación de carbono; este proceso de desecho domina cuando las plantas C_3 se ven obligadas a cerrar sus estomas para evitar la pérdida de agua.

fotosíntesis: serie completa de reacciones químicas en las que se utiliza la energía de la luz para sintetizar moléculas orgánicas energéticas, por lo general carbohidratos, a partir de moléculas inorgánicas poco energéticas, generalmente dióxido de carbono y agua.

fotosistema: en las membranas tilacoides, un complejo recolector de luz y su correspondiente sistema de transporte de electrones.

fototáctico: capaz de detectar y responder a la luz.

fototropismo: crecimiento con respecto a la dirección de la luz.

fóvea: en la retina de los vertebrados, la región central donde se enfocan las imágenes; contiene conos en una disposición muy cercana.

fragmentación del hábitat: proceso por el que las actividades humanas y el desarrollo dividen un hábitat de vida silvestre, dejando extensiones que no son suficientemente grandes para sostener poblaciones viables.

fragmento de restricción: trozo de DNA que se aisló cortando un trozo más grande de DNA con enzimas de restricción.

frecuencia de alelos: en el caso de cualquier gen específico, la proporción relativa de cada alelo de ese gen en una población.

fruto: en las plantas con flor, ovario maduro (más, en ciertos casos, otras partes de la flor) que contiene las semillas.

fuente: en las plantas, cualquier estructura que sintetiza activamente azúcares y desde la cual se transportará fluido de floema.

gameto: célula sexual haploide que se forma en los organismos que se reproducen sexualmente.

gametofito: etapa multicelular haploide del ciclo vital de las plantas.

ganglio: agrupamiento de neuronas.

ganglio de raíz dorsal: ganglio situado en la rama dorsal (sensorial) de cada nervio espinal,

que contiene los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales.

ganglio linfático: pequeña estructura que filtra linfa; contiene linfocitos y macrófagos que inactivan a partículas ajenas como bacterias.

gas de invernadero: gas, como el dióxido de carbono o el metano, que atrapa la energía de la luz solar en forma de calor, en la atmósfera de un planeta; gas que participa en el efecto invernadero.

gastrina: hormona producida por el estómago; estimula la secreción de ácido en respuesta a la presencia de alimento.

gástrula: en el desarrollo animal, embrión de tres capas celulares llamadas ectodermo, mesodermo y endodermo. Generalmente, el endodermo encierra el intestino primitivo.

gastrulación: proceso por el que una blástula se transforma en gástrula; incluye la formación del endodermo, el ectodermo y el mesodermo.

gemación: reproducción asexual por crecimiento de una copia en miniatura del animal adulto, o yema, sobre el cuerpo del progenitor. La yema se separa e inicia una existencia independiente.

gen: unidad de herencia que codifica la información necesaria para especificar la secuencia de aminoácidos de las proteínas y, por lo tanto, rasgos determinados.

gen egoísta: concepto de que los genes, y no los organismos, son la unidad de selección natural.

generación espontánea: la propuesta de que seres vivos pueden surgir de materia inanimada.

género: categoría taxonómica incluida dentro de una familia y que comprende especies que guardan una relación muy estrecha entre sí.

genética poblacional: estudio de la frecuencia, distribución y herencia de alelos en una población.

genoma: juego completo de genes que posee un miembro de una especie determinada.

genotipo: composición genética de un organismo; los alelos de cada gen que el organismo tiene en realidad.

germinación: crecimiento y desarrollo de una semilla, espora o grano de polen.

giberelina: hormona vegetal que estimula la germinación de la semilla, el desarrollo del fruto y la división y alargamiento de las células.

gimnospermas: plantas de semilla sin flor, como las coníferas, las cicadáceas y el gingko.

giro: distribución aproximadamente circular de corrientes oceánicas que se forma porque los continentes interrumpen el flujo de aquéllas; gira en el sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte y en sentido contrario en el hemisferio sur.

glándula: grupo de células especializadas en secretar sustancias como sudor u hormonas, por ejemplo.

glándula bulbouretral: en los mamíferos macho, glándula que secreta un líquido mucoso básico que forma parte del semen.

glándula endocrina: glándula sin conductos productora de hormonas; se compone de células que liberan sus secreciones en el fluido extracelular, desde donde las secreciones se difunden al interior de los capilares cercanos.

glándula exocrina: glándula que libera sus secreciones hacia conductos que llevan al exterior del cuerpo o al interior del tracto digestivo.

glándula mamaria: glándula que produce leche y que los mamíferos usan para alimentar a sus crías.

glándula pineal: pequeña glándula dentro del cerebro que secreta melatonina; controla los ciclos reproductivos estacionales de algunos mamíferos.

glándula sebácea: glándula de la dermis, formada a partir de tejido epitelial, que produce la sustancia oleosa llamada sebo para lubricar la epidermis.

glándula suprarrenal: glándula endocrina de los mamíferos, adyacente a los riñones; secreta hormonas cuya función tiene que ver con la regulación del agua y la respuesta al estrés.

glicerol: alcohol de tres átomos de carbono al que se enlazan de manera covalente ácidos grasos para formar grasas y aceites.

glomérulo: densa red de capilares de paredes finas, situada dentro de la cápsula de Bowman de cada nefrona del riñón, donde la presión sanguínea fuerza el paso de agua y nutrimentos disueltos a través de las paredes de los capilares para su filtración en la nefrona.

glucagón: hormona que secreta el páncreas; aumenta el azúcar en la sangre estimulando el desdoblamiento del glucógeno (a glucosa) en el hígado.

glucocorticoides: clase de hormonas que libera la corteza suprarrenal en respuesta a la presencia de ACTH; aumentan la disponibilidad de energía en el organismo estimulando la síntesis de glucosa.

glucógeno: polímero de glucosa largo y ramificado que los animales almacenan en los músculos y el hígado y que se metaboliza como fuente de energía.

glucólisis: serie de reacciones que se llevan a cabo en el citoplasma para descomponer la glucosa en dos moléculas de ácido pirúvico y producir dos moléculas de ATP; no necesita oxígeno, pero puede llevarse a cabo en presencia de él.

glucoproteína: proteína que está unida a un carbohidrato.

glucosa: el monosacárido más común, cuya fórmula es $C_6H_{12}O_6$; casi todos los polisacáridos, como la celulosa, el almidón y el glucógeno, se componen de subunidades de glucosa unidas entre sí por enlaces covalentes.

gónada: órgano donde se forman las células reproductoras; en los machos, los testículos, y en las hembras, los ovarios.

gonadotropina coriónica (GC): hormona que secreta el corion (una de las membranas fetales); mantiene la integridad del cuerpo lúteo durante las primeras etapas del embarazo.

gonorrea: infección bacteriana de transmisión sexual de los órganos reproductores; si no se trata, puede provocar esterilidad.

gradiente: diferencia de concentración, presión o carga eléctrica entre dos regiones.

gradiente de concentración: diferencia de concentración de una sustancia entre dos partes de un fluido o a través de una barrera, como una membrana, por ejemplo.

granum (plural, *grana*)*:* pila de tilacoides de los cloroplastos.

grasa (molecular): lípido que se compone de tres ácidos grasos saturados unidos por enlaces covalentes a glicerol; es sólida a temperatura ambiente.

graso (tejido): tejido adiposo; tejido conectivo que almacena lípidos; se compone de células repletas de triglicéridos.

gravitropismo: crecimiento con respecto a la dirección de la gravedad.

grelina: hormona producida por el estómago y la parte superior del intestino delgado, cuando no contienen alimento, para estimular el apetito.

grupo funcional: uno de varios grupos de átomos que es común encontrar en las moléculas orgánicas, como los grupos hidrógeno, hidroxilo, amino, carboxilo y fosfato, que determina las características y la reactividad química de la molécula.

guanina: base nitrogenada presente en el DNA y en el RNA; su abreviatura es *G*.

gusto: sentido químico para detectar sustancias disueltas en agua o saliva; en los mamíferos, percepciones de sabor dulce, agrio, amargo, salado y umami producidas por la estimulación de receptores en la lengua.

habituación: aprendizaje simple que se caracteriza por la disminución de la respuesta a un estímulo inocuo que se repite.

halófilo: literalmente "amante de la sal"; organismo que prospera en medios salinos.

haploide: célula que tiene un solo miembro de cada par de cromosomas homólogos.

haz vascular: cadena de xilema y floema de las hojas y tallos; en las hojas suele llamarse *vena*.

heces: material residual semisólido que queda en el intestino una vez que ha terminado la absorción y que se evacua a través del ano. Las heces contienen residuos no digeribles y bacterias.

hélice: estructura secundaria de una proteína, enroscada como un resorte.

heliozoario: protista acuático (principalmente de agua dulce) semejante a los animales; algunos heliozoarios tienen conchas muy elaboradas a base de sílice.

hemisferio cerebral: una de las dos mitades casi simétricas del cerebro, enlazadas por una banda ancha de axones conocida como cuerpo calloso.

hemocele: cavidad sanguínea del cuerpo de ciertos invertebrados donde la sangre baña los tejidos directamente; parte de un sistema circulatorio abierto.

hemodiálisis: procedimiento que estimula la función renal en los individuos con riñones dañados o ineficaces; se desvía la sangre fuera del cuerpo, se filtra por medios artificiales y se devuelve al cuerpo.

hemofilia: enfermedad recesiva vinculada al género, en la cual la sangre no se coagula de forma normal.

hemoglobina: proteína que contiene hierro y que imparte a los eritrocitos su color rojo; se une al oxígeno en los pulmones y libera este elemento en los tejidos.

hendidura branquial de la faringe: abertura situada en la parte posterior de la boca, que conecta el tubo digestivo con el entorno exterior; presente (en alguna etapa de la vida) en todos los cordados.

herbívoro: literalmente "que come plantas"; organismo que se alimenta directa y exclusivamente de productores; consumidor primario.

herencia: transmisión genética de características del progenitor a sus descendientes.

herencia de características adquiridas: hipótesis que afirma que el cuerpo de los organismos cambia a lo largo de su vida por el uso y la falta de uso, y que estos cambios se heredan a los descendientes.

herencia poligénica: patrón de herencia en el que las interacciones de dos o más genes funcionalmente similares determinan el fenotipo.

hermafrodita: organismo que posee órganos sexuales tanto masculinos como femeninos. Algunos animales hermafroditas se autofecundan; otros deben intercambiar células sexuales con una pareja.

herpes genital: enfermedad de transmisión sexual causada por un virus; origina la formación

de dolorosas ampollas en los órganos genitales y en la piel cercana a ellos.

heterocigótico: que tiene dos alelos diferentes de un mismo gen; también se usa el término *híbrido* con el mismo significado.

heterótrofo: literalmente "que se alimenta de otros"; organismo que se alimenta de otros organismos; consumidor.

hibridación de DNA-DNA: técnica mediante la cual se separa el DNA de dos especies en cadenas individuales y luego se permite que se forme de nuevo; puede existir DNA híbrido de doble cadena de dos especies si la secuencia de nucleótidos es complementaria. Cuanto mayor es el grado de hibridación, más próxima es la afinidad evolutiva de las dos especies.

híbrido: organismo cuyos progenitores difieren en al menos una característica genéticamente determinada; también se aplica a los descendientes de progenitores de especies diferentes.

hibridoma: célula que se produce al fusionarse una célula productora de anticuerpos con una célula de mieloma; se usa para producir anticuerpos monoclonales.

hidrofílico(a): dícese de una sustancia que se disuelve fácilmente en agua o de partes de una molécula grande que forman puentes de hidrógeno con el agua.

hidrofóbico(a): dícese de una sustancia que no se disuelve en agua.

hidrólisis: reacción química en la que se rompe un enlace covalente por medio de la adición de hidrógeno al átomo de un lado del enlace original y de un grupo hidroxilo al átomo del otro lado; es el inverso de la síntesis por deshidratación.

hifa: estructura parecida a un hilo que se compone de células alargadas, por lo general con muchos núcleos haploides; muchas hifas constituyen el cuerpo fúngico.

hígado: órgano con diversas funciones que incluyen producción de bilis, almacenamiento de glucógeno y eliminación de la toxicidad de venenos.

hipermetropía: incapacidad para enfocar la vista en objetos cercanos; se debe a que el globo ocular es un poco más corto de lo normal o a que la córnea es demasiado plana.

hipertensión: presión arterial sanguínea que está crónicamente por encima del nivel normal.

hipertónica: solución que tiene una concentración mayor de partículas disueltas (y, por lo tanto, una concentración menor de agua libre) que el citoplasma de una célula.

hipocampo: parte del prosencéfalo de los vertebrados que es importante para las emociones y, en especial, para el aprendizaje.

hipocótilo: parte del brote embrionario que se localiza por debajo de los cotiledones, pero por encima de la raíz.

hipófisis (o pituitaria): glándula endocrina situada en la base del cerebro que produce varias hormonas, muchas de las cuales influyen en la actividad de otras glándulas.

hipófisis anterior: lóbulo de la glándula hipófisis que produce prolactina y hormona del crecimiento, además de hormonas que regulan la producción hormonal de otras glándulas.

hipófisis posterior: lóbulo de la glándula hipófisis que es una excrecencia del hipotálamo y que libera una hormona antidiurética y oxitocina.

hipotálamo: región del encéfalo que regula la actividad secretora de la glándula hipófisis; sintetiza, almacena y libera ciertas hormonas peptídicas; dirige las respuestas del sistema nervioso autónomo.

hipótesis: en el método científico, suposición basada en observaciones previas, que se plantea como explicación del fenómeno observado y se usa como base para posteriores observaciones o experimentos.

hipótesis de un gen, una proteína: premisa de que cada gen codifica la información para sintetizar una sola proteína.

hipótesis endosimbiótica: hipótesis según la cual ciertos organelos, en especial los cloroplastos y las mitocondrias, surgieron como resultado de asociaciones mutuamente provechosas entre los antepasados de las células eucarióticas y bacterias capturadas que vivían en el interior del citoplasma de la célula preeucariótica.

hipotónica: solución que tiene una concentración menor de partículas disueltas (y, por lo tanto, una mayor concentración de agua libre) que el citoplasma de una célula.

histamina: sustancia que liberan ciertas células en respuesta al daño tisular y a la invasión del cuerpo por sustancias extrañas; favorece la dilatación de las arteriolas y la permeabilidad de los capilares y activa algunas de las reacciones de la respuesta inflamatoria.

hoja: excrecencia de un tallo, normalmente plana y capaz de fotosintetizar.

homeobox: secuencia de DNA que contiene el código de ciertas proteínas especiales de 60 aminoácidos que activan o desactivan genes encargados de regular el desarrollo; estas secuencias especifican la diferenciación de las células embrionarias.

homeostasis: mantenimiento de un ambiente relativamente constante, necesario para el funcionamiento óptimo de las células, mediante la actividad coordinada de numerosos mecanismos reguladores que incluyen los sistemas respiratorio, endocrino, circulatorio y excretor.

homínido: ser humano o antepasado prehistórico de los seres humanos, a partir del australopiteco, cuyos fósiles datan de hace al menos 4.4 millones de años.

homocigótico: organismo que tiene dos copias del mismo alelo de un gen determinado; también se dice que es *de raza pura*.

homólogo: cromosoma que es similar en cuanto a apariencia e información genética a otro cromosoma, con el que se aparea durante la meiosis; también recibe el nombre de *cromosoma homólogo*.

hongo cigoto (zigomicetos): hongo de la división Zygomycota, que incluye las especies que hacen que se pudra la fruta y el pan se enmohezca.

hongo de clava: hongo de la división Basidiomycota, cuyos miembros (entre los que se cuentan los champiñones, los bejines y los hongos de repisa) se reproducen mediante basidiosporas.

hongo de saco (ascomiceto): hongo de la división Ascomycota, cuyos miembros forman esporas en una especie de saco llamado *ascus*.

hongo imperfecto: hongo de la división Deuteromycota; en ninguna especie de esta división se ha observado la formación de estructuras reproductoras sexuales.

hormona: sustancia sintetizada por un grupo de células, que se secreta y luego se transporta mediante el torrente sanguíneo hasta otras células, cuya actividad se modifica al recibirla.

hormona adrenocorticotrópica (ACTH): hormona que secreta la hipófisis anterior y que estimula la liberación de hormonas por la corteza suprarrenal, especialmente como respuesta al estrés.

hormona antidiurética (ADH): hormona que se produce en el hipotálamo y que la hipófisis posterior libera en el torrente sanguíneo cuando el volumen de sangre es bajo; aumenta la permeabilidad al agua del túbulo distal y del tubo colector, con lo que se reabsorbe más agua en el torrente sanguíneo.

hormona del crecimiento: hormona liberada por la hipófisis anterior; estimula el crecimiento, en especial el del esqueleto.

hormona esteroide: clase de hormona cuya estructura química (cuatro anillos de carbono unidos a diversos grupos funcionales) es similar a la del colesterol; los ovarios y la placenta, los testículos y la corteza suprarrenal secretan esteroides, que son lípidos.

hormona estimuladora de la tiroides (TSH): hormona liberada por la hipófisis anterior que estimula la glándula tiroides para que libere hormonas.

hormona estimuladora de melanocitos: hormona liberada por la hipófisis anterior que regula la actividad de los pigmentos cutáneos en algunos vertebrados.

hormona foliculoestimulante (FSH): hormona producida por la hipófisis anterior; estimula la espermatogénesis en los machos y el desarrollo del folículo en las hembras.

hormona inhibidora: hormona que secretan las células neurosecretoras del hipotálamo; inhibe la liberación de hormonas específicas de la hipófisis anterior.

hormona liberadora: hormona secretada por el hipotálamo que causa la liberación de hormonas específicas por la hipófisis anterior.

hormona liberadora de gonadotropina (GnRH): hormona que producen las células neurosecretoras del hipotálamo; estimula la liberación de FSH y LH por las células de la hipófisis anterior. La GnRH interviene en el ciclo menstrual y en la espermatogénesis.

hormona luteinizante (LH): hormona producida por la hipófisis anterior que estimula la producción de testosterona en los machos y el desarrollo del folículo, la ovulación y la producción del cuerpo lúteo en las hembras.

hormona paratiroidea: hormona liberada por la glándula paratiroides que trabaja junto con la calcitonina para regular la concentración de iones calcio en la sangre.

hormona peptídica: hormona que consiste en una cadena de aminoácidos; incluye proteínas pequeñas que funcionan como hormonas.

hormona vegetal: sustancias que regulan el crecimiento de las plantas: auxina, giberelinas, citocininas, etileno y ácido abscísico; se parecen un poco a las hormonas animales en tanto que son sustancias producidas por células de un lugar que influyen en el crecimiento o la actividad metabólica de otras células, casi siempre a cierta distancia dentro del cuerpo de la planta.

hormonas endocrinas: mensajes químicos producidos por células especializadas y liberadas en el sistema circulatorio. Provocan un cambio prolongado o temporal en las células blanco que portan receptores específicos para esas hormonas.

hormonas locales: término general para designar a las moléculas mensajeras producidas por la mayoría de las células y liberadas en el medio inmediato de éstas. Las hormonas locales, que incluyen las prostaglandinas y citocinas, influyen en las células circunvecinas que tienen los receptores adecuados.

huella ecológica: estimación del área de la superficie terrestre que se requiere para producir los recursos que utilizamos, así como para ab-

sorber los desechos que producimos; se expresa en acres de productividad promedio.
hueso: tejido conectivo mineralizado y duro que es uno de los componentes principales del endoesqueleto de los vertebrados; brinda sostén y puntos para la fijación de los músculos.
hueso compacto: hueso externo duro y resistente; se compone de osteones.
hueso esponjoso: tejido óseo poroso y ligero del interior de los huesos; ubicación de la médula ósea.
huésped: organismo presa en cuya superficie o en cuyo interior vive un parásito; resulta dañado con esa relación.
huevo amniótico: huevo de los reptiles y las aves; contiene un amnios que encierra un embrión en un ambiente acuoso, lo que permite que el huevo se deposite en tierra firme.
humor acuoso: líquido transparente y acuoso que está entre la córnea y el cristalino del ojo.
humor vítreo: sustancia gelatinosa transparente que llena la cámara grande del ojo entre el cristalino y la retina.
implantación: proceso mediante el cual el embrión temprano se inserta en el revestimiento del útero.
impronta: proceso por el cual un animal forma una asociación con otro animal o con un objeto del medio durante un periodo sensitivo de su desarrollo.
incompatibilidad gamética: incapacidad de los espermatozoides de una especie para fecundar el óvulo de otra especie.
incompatibilidad mecánica: incapacidad de organismos macho y hembra para intercambiar gametos, generalmente porque sus estructuras reproductoras son incompatibles.
independiente de la densidad: todo factor que limita el tamaño y el crecimiento de una población, cualquiera que sea su densidad.
índice de masa corporal (IMC): cifra que se calcula a partir del peso y la estatura de un individuo y que se utiliza para estimar la grasa corporal. La fórmula es: peso (en kg)/estatura^2 (en metros cuadrados).
inducción: proceso mediante el cual un grupo de células hace que otras células se diferencien para formar un tipo de tejido específico.
ingeniería genética: modificación dirigida del material genético para alcanzar metas específicas.
inhalación: acto de aspirar aire al interior de los pulmones agrandando la cavidad torácica.
inhibición competitiva: proceso por el cual dos o más moléculas de estructura similar compiten por el sitio activo de una enzima.
inhibición por retroalimentación: en las reacciones químicas mediadas por enzimas, condición en la que el producto de una reacción inhibe una o más de las enzimas que intervienen en la síntesis del producto.
inmigración: migración de individuos hacia una región.
inmunidad humoral: respuesta inmunitaria en la que los anticuerpos que circulan en la sangre desactivan o destruyen las sustancias extrañas.
inmunidad mediada por células: respuesta inmunitaria en la que las células o sustancias extrañas se destruyen al tener contacto con las células T.
innato: congénito, instintivo; determinado por la constitución genética del individuo.
inorgánico(a): dícese de toda molécula que no contiene carbono e hidrógeno.
insaturado: ácido graso que tiene menos del número máximo de átomos de hidrógeno unidos a su esqueleto de carbono; un ácido graso con uno o más dobles enlaces en su esqueleto de carbono.
insensibilidad a los andrógenos: afección poco común en la que un individuo con cromosomas XY tiene apariencia femenina porque las células de su cuerpo no responden a las hormonas masculinas que están presentes.
inserción: punto de fijación de un músculo al hueso relativamente móvil de un lado de una articulación.
instintivo: innato, congénito; determinado por la constitución genética del individuo.
insulina: hormona que secreta el páncreas; reduce el nivel de azúcar en la sangre estimulando la conversión de la glucosa a glucógeno en el hígado.
integración: en las neuronas, proceso consistente en sumar las señales eléctricas provenientes de estímulos sensoriales o de otras neuronas para determinar las señales de salida apropiadas.
intensidad: fuerza de la estimulación o de la respuesta.
interacción hidrofóbica: tendencia de las moléculas hidrofóbicas a agruparse cuando se sumergen en agua.
interfase: etapa del ciclo celular que se desarrolla entre dos divisiones; etapa en la que los cromosomas se duplican y se llevan a cabo otras funciones celulares, como el crecimiento, el movimiento y la adquisición de nutrimentos.
interferón: proteína que liberan ciertas células infectadas por virus; incrementa la resistencia de otras células, no infectadas, al ataque viral.
intestino delgado: porción del tracto digestivo situada entre el estómago y el intestino grueso, en la que se efectúa la mayor parte de la digestión y la absorción de nutrimentos.
intestino grueso: sección final del tracto digestivo; consta del colon y el recto.
intolerancia a la lactosa: capacidad inadecuada para descomponer el azúcar de la leche; es provocada por una baja secreción de lactasa. Los síntomas incluyen inflamación, dolor y diarrea después de consumir cualquier producto lácteo.
intrón: segmento de DNA de un gen eucariótico que no codifica aminoácidos de una proteína.
invertebrado: animal que no tiene columna vertebral.
ion: átomo o molécula con carga eléctrica; átomo o molécula que tiene un exceso de electrones y, por lo tanto, carga negativa, o ha perdido electrones y, por consiguiente, tiene carga positiva.
iris: tejido muscular pigmentado del ojo de los vertebrados que rodea y controla el tamaño de la pupila, a través de la cual entra la luz.
isotónica: solución que tiene la misma concentración de partículas disueltas (y, por lo tanto, la misma concentración de agua libre) que el citoplasma de una célula.
isótopo: una de las diversas formas de un elemento, cuyos núcleos contienen el mismo número de protones, pero diferentes números de neutrones.
jerarquía de dominancia: disposición social en la que un grupo de animales, generalmente mediante interacciones agresivas, establece un rango en algunos o en todos sus integrantes, el cual determina el acceso a los recursos.
jugo pancreático: mezcla de agua, bicarbonato de sodio y enzimas que el páncreas secreta al intestino delgado.
kuru: enfermedad cerebral degenerativa, descubierta en la tribu caníbal Fore, de Nueva Guinea, causada por un prión.
La Niña: fenómeno inverso del patrón meteorológico conocido como El Niño.
labio: cada uno de los dos pliegues de la piel en las estructuras externas del sistema reproductor femenino de los mamíferos.
lactancia: secreción de leche de las glándulas mamarias.
lactosa: disacárido compuesto de glucosa y galactosa; se encuentra en la leche de los mamíferos.
ladilla: parásito artrópodo que infesta a los seres humanos; se transmite por contacto sexual.
lago eutrófico: lago que recibe aportaciones suficientemente grandes de sedimentos, material orgánico y nutrimentos inorgánicos de su entorno para sostener comunidades densas; es turbio y con poca penetración luminosa.
lago oligotrófico: lago muy escaso de nutrimentos y por tanto transparente, con gran penetración de luz.
lámina media: delgada capa de polisacáridos viscosos, como pectina, y otros carbohidratos que separa y mantiene unidas las paredes celulares primarias de células vegetales adyacentes.
lámina plegada: forma de estructura secundaria que presentan ciertas proteínas, como la seda, en la que muchas cadenas proteicas están tendidas una al lado de la otra, unidas entre sí por puentes de hidrógeno.
laringe: porción de las vías respiratorias entre la faringe y la tráquea; contiene las cuerdas vocales.
larva: forma inmadura de un organismo con desarrollo indirecto previo a la metamorfosis hacia la forma adulta; incluye las orugas de polillas y mariposas, así como las larvas de las moscas.
leguminosa: miembro de una familia de plantas que se caracterizan por engrosamientos en las raíces que albergan bacterias fijadoras de nitrógeno; incluyen el frijol de soya, los lupinos, la alfalfa y el trébol.
lente: objeto transparente que refracta los rayos de luz.
leptina: hormona peptídica. Una de las funciones de la leptina, que es liberada por células grasas o adipocitos, es ayudar al cuerpo a controlar sus reservas de lípidos y regular el peso.
leucocito: cualquiera de los glóbulos blancos que circulan en la sangre.
ley de distribución independiente de los caracteres: herencia independiente de dos o más rasgos distintos; establece que los alelos de un rasgo distribuyen a los gametos con independencia de los alelos para otros rasgos.
ley de la segregación: conclusión de Gregor Mendel de que cada gameto sólo recibe un gen del par de cada progenitor para cada rasgo.
leyes de la termodinámica: leyes físicas que definen las propiedades básicas y el comportamiento de la energía.
ligado al sexo: dícese de un patrón de herencia característico de genes ubicados en un tipo de cromosoma sexual (por ejemplo, X) y que no se encuentra en el otro tipo (por ejemplo, Y); también se dice ligado a X. En la herencia ligada al sexo, los rasgos están bajo el control de genes incluidos en el cromosoma X; las hembras presentan el rasgo dominante a menos que sean homocigóticas recesivas, mientras que los machos expresan el alelo que está en su único cromosoma X.
ligadura de trompas: procedimiento quirúrgico en el que se cortan y atan los oviductos de una mujer de forma que el huevo no pueda llegar al útero, dejándola infértil.
ligamento: banda de tejido conectivo resistente que une dos huesos.

ligamiento: herencia de ciertos genes como un grupo porque forman parte del mismo cromosoma. Los genes ligados no presentan distribución independiente.
lignina: material duro incrustado en las paredes celulares de las plantas vasculares y que brinda sostén en las especies terrestres; una de las primeras y más importantes adaptaciones a la vida terrestre.
limbo: parte plana de una hoja.
línea Z: estructura proteica fibrosa a la que se sujetan los filamentos delgados del músculo esquelético; forma la frontera de un sarcómero.
linfa: fluido pálido contenido en el sistema linfático y constituido primordialmente de fluido intersticial y linfocitos.
linfocito: tipo de glóbulo blanco importante en la respuesta inmunológica.
lipasa: enzima que cataliza el desdoblamiento de lípidos.
lípido: una de varias moléculas orgánicas que contienen extensas regiones no polares compuestas exclusivamente de carbono e hidrógeno, las cuales hacen que los lípidos sean hidrofóbicos e insolubles en agua; incluyen aceites, grasas, ceras, fosfolípidos y esteroides.
liquen: asociación simbiótica entre una alga o cianobacteria y un hongo para formar un organismo compuesto.
líquido cerebroespinal: líquido transparente que se produce en el interior de los ventrículos encefálicos y los llena para proteger el encéfalo y la médula espinal.
líquido intersticial: líquido de composición similar a la del plasma, salvo que carece de proteínas grandes, que escapa de los capilares y actúa como medio de intercambio entre éstos y los cuerpos celulares.
lisosoma: organelo encerrado en una membrana que contiene enzimas digestivas intracelulares.
locus: ubicación física de un gen en un cromosoma.
macrófago: tipo de glóbulo blanco que fagocita a los microbios y los destruye; también presenta antígenos microbianos a las células T, lo que ayuda a estimular la respuesta inmunitaria.
macronutrimento: nutrimento que se requiere en cantidades relativamente grandes (constituye más del 0.1% del cuerpo del organismo).
magnetotáctico: capaz de detectar el campo magnético de la Tierra y responder a él.
maltosa: disacárido compuesto por dos moléculas de glucosa.
mamífero: miembro de la clase Mammalia de los cordados, que incluye a los vertebrados con pelo y glándulas mamarias.
mancha ocular: ojo simple, sin cristalino, que se encuentra en diversos invertebrados, como los gusanos planos y las medusas. Las manchas oculares permiten distinguir la luz de la oscuridad y a veces la dirección de la luz, pero no forman una imagen.
manto: extensión de la pared corporal en ciertos invertebrados, como los moluscos; puede secretar una concha, proteger las agallas y, en los cefalópodos, ayudar a la locomoción.
marcapasos: agrupación de células musculares especializadas en la aurícula derecha del corazón que producen señales eléctricas espontáneas a ritmo regular; el nodo sinoauricular.
marsupial: mamífero cuyas crías nacen en una etapa muy inmadura y continúan su desarrollo en una bolsa mientras permanecen sujetos a una glándula mamaria; incluye a los canguros, zarigüeyas y koalas.
masa de células internas: en el desarrollo embrionario de los humanos, el cúmulo de células en un lado del blastocisto que se desarrollará para formar el embrión.
mastocito: célula del sistema inmunitario que sintetiza histamina y otras moléculas que participan en la respuesta del cuerpo a un trauma y que son un factor en las reacciones alérgicas.
materia blanca: porción del cerebro y la médula espinal que consiste en buena parte de axones cubiertos por mielina y que confieren a estas áreas una coloración blanca.
materia gris: parte exterior del cerebro y región interior de la médula espinal; se compone principalmente de cuerpos celulares de neuronas, los cuales confieren a esta zona una coloración gris.
matriz: fluido contenido en la membrana interna de una mitocondria.
mecanismo aislador posterior al apareamiento: cualquier estructura, función fisiológica o anormalidad del desarrollo que impide que organismos de dos poblaciones diferentes, una vez efectuado el apareamiento, produzcan prole vigorosa y fértil.
mecanismo de aislamiento: diferencia morfológica, fisiológica, conductual o ecológica que impide la cruza de miembros de dos especies diferentes.
mecanismo de aislamiento previo al cruzamiento: cualquier estructura, función fisiológica o conducta que evita que organismos de dos poblaciones distintas intercambien gametos.
mecanorreceptor: receptor que responde a una deformación mecánica, como la causada por presión, tacto o vibración.
media luna gris: en el desarrollo embrionario de la rana, zona de pigmentación intermedia del óvulo fecundado; contiene sustancias reguladoras de los genes que son necesarias para el desarrollo normal del renacuajo.
médula: en las plantas terrestres, células que forman el centro de una raíz o tallo.
médula espinal: parte del sistema nervioso central de los vertebrados que se extiende desde la base del cerebro hasta las caderas y está protegida por los huesos de la columna vertebral; contiene los cuerpos celulares de neuronas motrices que forman sinapsis con músculos esqueléticos, los circuitos de algunas conductas reflejas simples y axones que se comunican con el cerebro.
médula renal: la capa del riñón inmediatamente por debajo de la corteza renal, donde las asas de Henle producen un fluido intersticial altamente concentrado, importante en la producción de orina concentrada.
médula suprarrenal: parte interna de la glándula suprarrenal; secreta adrenalina (epinefrina) y noradrenalina (norepinefrina).
medusa: etapa del ciclo de vida de muchos cnidarios, como las aguamalas, que tienen forma de campana y por lo regular nadan libremente.
megacariocito: célula grande que permanece en la médula ósea y estrangula fragmentos de sí misma que luego entran en la circulación en forma de plaquetas.
megaspora: célula haploide formada por meiosis a partir de una célula madre de megasporas diploide; por mitosis y diferenciación, se convierte en el gametofito femenino.
meiosis: tipo de división celular empleada por los organismos eucarióticos, en la que una célula diploide se divide dos veces para producir cuatro células haploides.
melatonina: hormona secretada por la glándula pineal que participa en la regulación de los ciclos circadianos.
membrana: en los organismos multicelulares, una lámina continua de células epiteliales que cubre al cuerpo y reviste las cavidades corporales; en una célula, delgada lámina de lípidos y proteínas que rodea a la célula o a sus organelos y los separa de su entorno.
membrana basilar: membrana de la cóclea con células pilosas que responden a las vibraciones producidas por el sonido.
membrana extraembrionaria: en el desarrollo embrionario de reptiles, aves y mamíferos, el corion, amnios, alantoides o saco vitelino; participan en el intercambio de gases, el suministro del ambiente acuoso necesario para el desarrollo, el almacenamiento de desechos y el almacenamiento del vitelo, respectivamente.
membrana mucosa: revestimiento interior de los tractos respiratorio y digestivo.
membrana plasmática: membrana exterior de la célula, compuesta por una bicapa de fosfolípidos con proteínas incrustadas.
membrana pleural: membrana que reviste la cavidad torácica y rodea a los pulmones.
membrana tectorial: una de las membranas de la cóclea, en la que están incrustados los cilios de las células ciliadas. Durante la recepción de sonidos, el movimiento de la membrana basilar en relación con la membrana tectorial dobla los cilios.
membrana timpánica: el tímpano; membrana tensa que cubre la abertura del oído y transmite las vibraciones del sonido a los huesecillos del oído medio.
memoria a largo plazo: la segunda fase del aprendizaje; una memoria que almacena recuerdos más o menos permanentes que se forman por un cambio estructural en el cerebro, debido a la repetición.
memoria de trabajo: la primera fase del aprendizaje; memoria a corto plazo de naturaleza eléctrica o bioquímica.
meninges: tres capas de tejido conectivo que rodean al cerebro y la médula espinal.
menstruación: en las mujeres, la descarga mensual de tejido y sangre del útero.
meristemo apical: conjunto de células meristemáticas del extremo de un vástago o una raíz (o de una de sus ramas).
meristemo lateral: tejido meristemático que forma cilindros paralelos al eje longitudinal de raíces y tallos; normalmente está situado entre el xilema y el floema primarios (cambium vascular) y justo afuera del floema (cambium suberígeno); también se llama *cambium*.
mesodermo: capa media de tejido embrionario, entre el endodermo y el ectodermo, que generalmente es la última en desarrollarse; da origen a estructuras como músculos y huesos.
mesófilo: células de parénquima poco apretadas que están bajo la epidermis de las hojas.
mesoglea: capa intermedia gelatinosa dentro de la pared corporal de los cnidarios.
metabolismo: el total de las reacciones químicas que se efectúan dentro de una célula o dentro de todas las células de un organismo multicelular.
metafase: etapa de la mitosis en la que los cromosomas, unidos a las fibras del huso en los cinetocoros, se acomodan sobre el ecuador de la célula.
metamorfosis: en animales con desarrollo indirecto, cambio radical en la forma del cuerpo, desde la forma de larva a la de un adulto sexualmente maduro; se observa en anfibios (renacuajo a rana) y en insectos (oruga a mariposa).

metanógeno: tipo de arqueo anaeróbico que puede convertir el dióxido de carbono en metano.
método científico: procedimiento riguroso para hacer observaciones de fenómenos específicos y buscar el orden subyacente de tales fenómenos.
método del cuadro de Punnett: forma intuitiva de predecir los genotipos y fenotipos de la progenie en cruzas específicas.
método del ritmo: método anticonceptivo que implica abstenerse de practicar el coito durante la ovulación.
micelio: el cuerpo de un hongo, que consiste en una masa de hifas.
micorriza: relación simbiótica entre un hongo y las raíces de una planta terrestre, que facilita la extracción y absorción de minerales.
microbio: un microorganismo.
microevolución: cambio a lo largo de generaciones sucesivas en la composición de la poza génica de una población.
microfilamento: parte del citoesqueleto de las células eucarióticas que se compone de las proteínas actina y (en algunos casos) miosina; funciona en el movimiento de los organelos celulares y en la locomoción por extensión de la membrana plasmática.
micronutrimento: nutrimento que sólo se requiere en pequeñas cantidades (constituye menos del 0.01 % del cuerpo del organismo).
microsfera: pequeña esfera hueca hecha de proteínas, o bien, de proteínas que forman un complejo con otros compuestos.
microspora: célula haploide formada por meiosis a partir de una célula madre de microsporas; por mitosis y diferenciación, se convierte en el gametofito masculino.
microtúbulo: cadena cilíndrica gruesa que se encuentra en las células eucarióticas y está compuesta de la proteína tubulina; es la parte del citoesqueleto que se usa en el movimiento de los organelos, el crecimiento celular y la construcción de cilios y flagelos.
microtúbulos del huso: microtúbulos organizados en una forma ahusada que separan los cromosomas durante la mitosis o la meiosis.
microvellosidad: proyección microscópica de la membrana plasmática de cada vellosidad; aumenta el área superficial de la vellosidad.
mielina: envoltura de membranas aislantes de células especializadas no nerviosas en torno al axón de una célula nerviosa de un vertebrado; aumenta la velocidad de conducción de los potenciales de acción.
mimetismo: situación en la que una especie ha evolucionado para parecerse a algo más, por lo regular otro tipo de organismo.
mimetismo agresivo: evolución de un organismo depredador por la que se asemeja a un animal inofensivo o a una parte del entorno, lo que facilita su acceso a una presa.
mineral: sustancia inorgánica, especialmente las contenidas en rocas o suelos.
miofibrilla: subunidad cilíndrica de una célula muscular; consiste en una serie de sarcómeros rodeados por retículo sarcoplásmico.
miometrio: capa externa muscular del útero.
miopía: incapacidad para enfocar objetos distantes porque el globo ocular es demasiado largo o la córnea es muy curva.
miosina: una de las principales proteínas de los músculos, cuya interacción con la proteína actina produce la contracción muscular; está presente en los filamentos gruesos de la fibra muscular; véase también *actina*.
mitocondria: organelo delimitado por dos membranas, en el cual se efectúan las reacciones del metabolismo aeróbico.
mitosis: tipo de división nuclear, empleado por las células eucarióticas, en el que una copia de cada cromosoma (ya duplicado durante la interfase antes de la mitosis) pasa a cada uno de los dos núcleos hijos; éstos son, por tanto, genéticamente idénticos.
modelo del mosaico fluido: modelo de estructura de la membrana; según este modelo, las membranas se componen de una doble capa de fosfolípidos con diversas proteínas incrustadas en ella. La bicapa fosfolipídica es una matriz relativamente fluida que permite el movimiento de proteínas en su interior.
moho de agua: protista semejante a los hongos que incluye algunos patógenos, como el mildiu aterciopelado que ataca a las uvas.
moho deslizante acelular: tipo de protista semejante a un hongo, que forma una estructura multinucleada que se arrastra como una amiba e ingiere materia orgánica en descomposición; también se conoce como *moho viscoso plasmodial*.
moho deslizante celular: protista semejante a un hongo que se compone de células amiboides individuales capaces de aglutinarse para formar una masa viscosa que, a la vez, forma un cuerpo fructífero.
moho viscoso plasmodial: véase *moho deslizante acelular*.
molécula: partícula compuesta de uno o más átomos que se mantiene unida por enlaces químicos; la partícula más pequeña de un compuesto que exhibe todas las propiedades de éste.
molécula portadora de energía: molécula que almacena energía en enlaces químicos "de alta energía" y la libera para llevar a cabo reacciones endotérmicas acopladas. En las células, el ATP es el portador de energía más común.
molleja: órgano muscular, presente en las lombrices de tierra y en las aves, en el que se desintegra mecánicamente el alimento antes de la digestión química.
monocotiledónea: tipo de planta con flores caracterizada por embriones con una sola hoja seminal o cotiledón.
monofilético: dícese de un grupo de especies que contiene todos los descendientes conocidos de una especie ancestral.
monoicos: organismos en los que el mismo individuo produce los gametos masculinos y femeninos.
monómero: molécula orgánica pequeña, varias de las cuales pueden unirse para formar una cadena llamada *polímero*.
monosacárido: unidad molecular básica de todos los carbohidratos; generalmente se compone de una cadena de átomos de carbono unidos a grupos hidrógeno e hidroxilo.
monotrema: mamífero que pone huevos; por ejemplo, el ornitorrinco.
mórula: en los animales, etapa embrionaria durante la segmentación, cuando el embrión consiste en una esfera sólida de células.
movimiento por segmentación: contracción del intestino delgado que mezcla alimentos parcialmente digeridos y enzimas digestivas; también pone a los nutrimentos en contacto con la pared intestinal absorbente.
mudar: desechar una cobertura externa del cuerpo, como un exoesqueleto, piel, plumas o pelaje.
muestreo de las vellosidades coriónicas (MVC): procedimiento para tomar muestras de células de las vellosidades coriónicas que produce el feto: se inserta un tubo en el útero de una mujer embarazada y se extrae por succión una pequeña muestra de las vellosidades, a la cual se le practican análisis genéticos y bioquímicos.
multicelular: compuesto por muchas células; casi todos los miembros de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son multicelulares, con una cooperación íntima entre las células.
músculo cardiaco: músculo especializado del corazón, capaz de iniciar su propia contracción con independencia del sistema nervioso.
músculo esquelético: el tipo de músculo que se sujeta al esqueleto y lo mueve, y está bajo el control directo, normalmente voluntario, del sistema nervioso; también se denomina *músculo estriado*.
músculo estriado: véase *músculo esquelético*.
músculo liso: tipo de músculo que rodea a órganos huecos, como el tracto digestivo, la vesícula y los vasos sanguíneos; por lo general no se controla voluntariamente.
músculos antagonistas: par de músculos, uno de los cuales se contrae y al hacerlo extiende el otro; disposición que hace posible el movimiento del esqueleto en las articulaciones.
mutación: cambio en la secuencia de bases del DNA de un gen; generalmente se refiere a un cambio genético lo bastante importante como para alterar el aspecto o la función del organismo.
mutación neutral: mutación que tiene poco o ningún efecto sobre la función de la proteína codificada.
mutación por deleción: mutación en la que se elimina uno o más pares de nucleótidos de un gen.
mutación por inserción: mutación en la que se inserta un par de nucleótidos o más en un gen.
mutación puntual: mutación en la que sólo se ha modificado un par de bases en el DNA.
mutualismo: relación simbiótica en la que ambas especies participantes se benefician.
nefridio: órgano excretor que se encuentra en las lombrices de tierra, moluscos y otros invertebrados; se asemeja a una sola nefrona de vertebrado.
nefridioporo: abertura hacia el exterior del riñón simple (nefridio) de las lombrices de tierra.
nefrona: unidad funcional del riñón donde se filtra la sangre y se forma la orina.
nefrostoma: abertura con forma de embudo del nefridio de algunos invertebrados como las lombrices de tierra; el fluido del celoma se introduce en el nefrostoma para ser filtrado.
nervio: haz de axones de células nerviosas, envueltos por una vaina.
nervio auditivo: nervio que va de la cóclea al cerebro de los mamíferos; transmite información sonora.
nervio óptico: el nervio que va del ojo al cerebro y lleva información visual.
nervio periférico: nervio que conecta el cerebro y la médula espinal con el resto del cuerpo.
neurona: célula nerviosa individual.
neurona de asociación: en las redes neuronales, neurona que es postsináptica a una neurona sensorial y presináptica a una neurona motriz. En los circuitos puede haber muchas neuronas de asociación entre neuronas sensoriales y motrices individuales.
neurona motriz: neurona que recibe instrucciones de las neuronas de asociación y activa órganos efectores, como los músculos o las glándulas.

neurona postsináptica: en una sinapsis, la célula nerviosa que cambia su potencial eléctrico en respuesta a una sustancia (el neurotransmisor) liberada por otra célula (presináptica).
neurona presináptica: célula nerviosa que libera una sustancia (el neurotransmisor) en una sinapsis y causa cambios en la actividad eléctrica de otra célula (postsináptica).
neurona sensorial: célula nerviosa que responde a un estímulo del entorno interior o exterior.
neuropéptido: pequeña molécula proteica que actúa como neurotransmisor.
neurotransmisor: sustancia liberada por una célula nerviosa cerca de una segunda célula nerviosa, una célula muscular o una célula glandular y que influye en la actividad de la segunda célula.
neutralización: proceso de cubrir o inactivar una sustancia tóxica con un anticuerpo.
neutrófilo: tipo de glóbulo blanco que fagocita a los microbios invasores y contribuye a las defensas no específicas del cuerpo contra la enfermedad.
neutrón: partícula subatómica que se encuentra en el núcleo de los átomos; no lleva carga y tiene una masa aproximadamente igual a la del protón.
nicho ecológico: papel que desempeña una especie determinada en un ecosistema; incluye todos los aspectos de su interacción con los entornos animado e inanimado.
nivel energético: cantidad específica de energía que es característica de una capa electrónica dada de un átomo.
nivel trófico: literalmente, "nivel de alimentación"; las categorías de organismos de una comunidad y la posición de un organismo en una cadena alimentaria, definida por su fuente de energía; incluye productores, consumidores primarios, consumidores secundarios, etcétera.
no disyunción: error de la meiosis por el que los cromosomas no se segregan correctamente a las células hijas.
nodo: en los vertebrados, una interrupción de la mielina en un axón mielinizado, que deja al descubierto la membrana donde se generan potenciales de acción.
nodo auriculoventricular (AV): masa muscular especializada de la base de la aurícula derecha, a través de la cual se transmite a los ventrículos la actividad eléctrica que se inicia en el nodo sinoauricular.
nodo sinoauricular (SA): masa pequeña de músculo especializado de la pared de la aurícula derecha; genera señales eléctricas de forma rítmica y espontánea y actúa como marcapasos del corazón.
nódulo: engrosamiento en la raíz de una leguminosa u otra planta que consiste en células de corteza y en el que habitan bacterias fijadoras de nitrógeno.
nombre científico: nombre de un organismo formado a partir de las dos categorías taxonómicas principales más limitadas: el género y la especie.
noradrenalina: neurotransmisor liberado por neuronas del sistema nervioso parasimpático, que prepara al cuerpo para responder a situaciones de tensión; también se llama *norepinefrina*.
notocordio: estructura axial poco flexible, de soporte, que aparece en todos los miembros del filum Chordata en alguna etapa de su desarrollo.
núcleo atómico: región central de un átomo, compuesta de protones y neutrones.
núcleo celular: organelo encerrado por membranas en las células eucarióticas que contiene el material genético de la célula.
núcleo polar: en las plantas con flores, uno de dos núcleos de la célula de endospermo primario del gametofito femenino; se forma por la división mitótica de una megaspora.
nucleoide: lugar donde se encuentra el material genético en las células procarióticas; no está encerrado por membranas.
nucleolo: región del núcleo eucariótico en la que se sintetizan ribosomas; consiste en los genes que codifican el RNA ribosomal recién sintetizado y proteínas ribosómicas.
nucleótido: subunidad de que están compuestos los ácidos nucleicos; un grupo fosfato unido a un azúcar (desoxirribosa en el DNA), el cual a su vez está unido a una base nitrogenada (adenina, guanina, citosina o timina en el DNA). Los nucleótidos se unen para formar una cadena de ácido nucleico: el grupo fosfato de un nucleótido forma un enlace con el azúcar del siguiente nucleótido.
nucleótido cíclico: nucleótido en el que el grupo fosfato está ligado al azúcar en dos puntos y forma un anillo; sirve como mensajero intracelular.
nucleótidos libres: nucleótidos que no se han unido para formar una cadena de DNA o RNA.
nudo: en las plantas, región de un tallo en la que se encuentran hojas y yemas laterales.
número atómico: número de protones del núcleo de un átomo de un elemento específico.
nutrición: proceso de adquirir nutrimentos del ambiente y, si es necesario, pasarlos a una forma que el cuerpo pueda utilizar.
nutrimento: sustancia adquirida del ambiente, necesaria para la supervivencia, el crecimiento y el desarrollo de un organismo.
observación: en el método científico, el hecho de tomar nota de un fenómeno específico, lo cual lleva a formular una hipótesis.
oído externo: en los mamíferos, las partes del oído que están antes de llegar al tímpano; consta del pabellón auricular y el canal auditivo.
oído interno: parte más interna del oído de los mamíferos; se compone de los tubos óseos llenos de líquido de la cóclea y del aparato vestibular.
oído medio: parte del oído de los mamíferos integrada por la membrana timpánica, la trompa de Eustaquio y tres huesecillos (martillo, yunque y estribo) que transmiten vibraciones del canal auditivo a la ventana oval.
ojo compuesto: tipo de ojo, presente en los artrópodos, que se compone de numerosas subunidades llamadas *omatidios*. Al parecer, cada omatidio aporta un fragmento de la imagen semejante a un mosaico que el animal percibe.
olfato: sentido que permite a los animales responder a sustancias odoríferas presentes en el aire en su ambiente externo.
omatidio: subunidad sensible a la luz de un ojo compuesto; consta de una lente y varias células receptoras.
omnívoro: organismo que consume tanto plantas como otros animales.
opérculo: cubierta externa, con soporte óseo, que cubre y protege las agallas de la mayoría de los peces.
opioide: uno de un grupo de neuromoduladores peptídicos del cerebro de los vertebrados que imita algunas de las acciones de los opiáceos (como el opio) y al parecer también influye en muchos otros procesos como las emociones y el apetito.
orden: categoría taxonómica contenida en una clase y que consta de familias emparentadas.
organelo: estructura que se encuentra en el citoplasma de las células eucarióticas y desempeña una función específica; a veces se refiere específicamente a estructuras delimitadas por membranas, como el núcleo y el retículo endoplásmico.
orgánico/molécula orgánica: describe una molécula que contiene tanto carbono como hidrógeno.
organismo: ser vivo individual.
órgano: estructura (como el hígado, el riñón o la piel) compuesta por dos o más tipos de tejidos distintos que funcionan juntos.
organogénesis: proceso por el cual las capas de la gástrula (endodermo, ectodermo, mesodermo) se reacomodan para formar órganos.
origen: sitio de sujeción de un músculo al hueso relativamente estacionario de un lado de una articulación.
orina: fluido producido y excretado por el sistema urinario de los vertebrados; contiene agua y desechos disueltos, como urea.
ósmosis: difusión de agua a través de una membrana con permeabilidad diferencial, normalmente descendiendo por un gradiente de concentración de moléculas de agua libre. El agua entra en la solución que tiene menor concentración de agua libre, desde una solución que tiene más alta concentración de agua libre.
osteoblasto: tipo de célula que produce hueso.
osteocito: célula ósea madura.
osteoclasto: tipo de célula que disuelve hueso.
osteón: unidad de hueso duro consistente en capas concéntricas de matriz ósea, con osteocitos incrustados, que rodea a un canal central pequeño el cual contiene a un capilar.
osteoporosis: condición en la que los huesos se vuelven porosos, débiles y quebradizos; es más común en mujeres de edad avanzada.
ovario: en los animales, la gónada de las hembras; en las plantas con flores, estructura en la base del carpelo que contiene uno o más óvulos y al desarrollarse forma el fruto.
oviducto: en los mamíferos, el tubo que va del ovario al útero.
ovocito primario: célula diploide, derivada del ovogonio por crecimiento y diferenciación, que sufre meiosis para producir el óvulo.
ovocito secundario: célula haploide grande derivada de la primera división meiótica del ovocito primario diploide.
ovogénesis: proceso por el cual se forman los óvulos.
ovogonio: en animales hembra, célula diploide que da origen a un ovocito primario.
ovulación: proceso por el que el ovario libera un ovocito secundario, listo para fertilizarse.
óvulo: **1** gameto haploide femenino, normalmente grande e inmóvil, que contiene reservas de alimento para el embrión en desarrollo; **2** estructura dentro del ovario de una flor, dentro de la cual se desarrolla el gametofito femenino; después de la fertilización se convierte en la semilla.
oxitocina: hormona liberada por la hipófisis posterior que estimula la contracción de los músculos del útero y las glándulas mamarias.
páncreas: glándula mixta, exocrina y endocrina, situada en la cavidad abdominal junto al estómago. La porción endocrina secreta las hormonas insulina y glucagón, que regulan las concentraciones de glucosa en la sangre. La porción exocrina secreta al intestino delgado

enzimas para digerir lípidos, carbohidratos y proteínas y neutralizar el quimo.
papila gustativa: cúmulo de células receptoras del gusto y células de apoyo situado en un pequeño foso bajo la superficie de la lengua; se comunica con la boca a través de un pequeño poro. La lengua humana tiene aproximadamente 10,000 papilas gustativas.
par de bases complementarias: en los ácidos nucleicos, bases que se aparean mediante puentes de hidrógeno. En el DNA, la adenina es complementaria de la timina y la guanina de la citosina; en el RNA, la adenina es complementaria del uracilo y la guanina de la citosina.
parasitismo: relación simbiótica en la que un organismo (por lo regular más pequeño y numeroso que su huésped) se beneficia al alimentarse del otro, el cual generalmente sufre daños, aunque no muere de inmediato.
parásito: organismo que vive dentro de un organismo mayor (o sobre él) llamado *huésped*, al cual debilita.
paratohormona: hormona secretada por la glándula paratiroides, que estimula la liberación de calcio de los huesos.
paratiroides: cada una de las cuatro pequeñas glándulas endocrinas, localizadas en la superficie de la glándula tiroides, que produce paratohormona, la cual (junto con la calcitonina de la glándula tiroides) regula la concentración de ion calcio en la sangre.
pared celular: capa de celulosa o de materiales similares a la celulosa, que está fuera de la membrana plasmática de plantas, hongos, bacterias y algunos protistas.
pared celular primaria: celulosa y otros carbohidratos secretados por una célula vegetal joven entre la lámina media y la membrana plasmática.
pared celular secundaria: gruesa capa de celulosa y otros polisacáridos secretada por ciertas células vegetales entre la pared celular primaria y la membrana plasmática.
parénquima: tipo de célula vegetal que está viva en su madurez; generalmente, tiene paredes celulares primarias delgadas y efectúa la mayor parte del metabolismo de la planta. Casi todas las células del meristemo de una planta que sufren división son parénquima.
partenogénesis: especialización de la reproducción sexual en la que un óvulo haploide se desarrolla sin fecundación.
partición de recursos: coexistencia de dos especies con necesidades similares, cada una de las cuales ocupa un nicho más pequeño que el que ocuparía si estuviera sola; forma de reducir al mínimo sus interacciones competitivas.
partícula subatómica: partículas que componen los átomos: electrones, protones y neutrones.
parto: serie de contracciones del útero que dan como resultado un nacimiento.
patógeno: organismo (o toxina) capaz de producir una enfermedad.
pecíolo: rabillo que conecta una hoja al tallo.
pelágico: que nada o flota libremente.
pelo radicular: proyección fina de una célula epidérmica de una raíz joven que incrementa su área superficial de absorción.
pelvis renal: cámara interna del riñón donde se acumula la orina de los conductos colectores antes de entrar en los uréteres.
pene: estructura externa de los sistemas reproductor y urinario masculinos; sirve para depositar espermatozoides en el sistema reproductor femenino y conduce orina al exterior.
péptido: cadena formada por dos o más aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.
péptido inhibidor gástrico: hormona que produce el intestino delgado; inhibe la actividad del estómago.
péptido natriurético atrial: hormona que secretan las células del corazón de los mamíferos; reduce el volumen sanguíneo al inhibir la liberación de ADH y aldosterona.
peptidoglicano: componente de las paredes de células procarióticas que consiste en cadenas de azúcares unidas transversalmente por cadenas cortas de aminoácidos llamadas péptidos.
perfil de DNA: el patrón de repeticiones cortas en tandem de segmentos específicos de DNA; utilizando 13 repeticiones cortas en tandem, el perfil de DNA de una persona difiere con respecto al de cualquier otro individuo sobre la Tierra.
periciclo: la capa más exterior de las células del cilindro vascular de una raíz.
peridermo: capas celulares exteriores de las raíces y tallos que han experimentado un crecimiento secundario y constan primordialmente de cambium suberígeno y células suberosas.
periodo sensible: etapa específica de la vida de un animal durante la cual tiene lugar la impronta.
peristaltismo: contracciones coordinadas rítmicas de los músculos lisos del tracto digestivo, que desplazan sustancias a través de éste.
***permafrost*:** capa de suelo permanentemente congelada en la tundra ártica, donde no pueden crecer árboles.
permeabilidad diferencial: capacidad de ciertas sustancias para atravesar una membrana con más facilidad que otras.
perturbación: cualquier acontecimiento que perturba el ecosistema alterando su comunidad, su estructura abiótica o ambas; la perturbación precede a la sucesión.
pétalo: parte de la flor, por lo regular de colores brillantes y con fragancia, que atrae a posibles polinizadores animales.
pez de aletas lobulares: miembro del orden Sarcopterygii de los peces, que incluye a los celacantos y los peces pulmonados. Los ancestros de los actuales peces de aletas lobulares dieron origen a los primeros anfibios y, en última instancia, a los vertebrados tetrápodos.
filum (o *phylum*): categoría taxonómica de animales y protistas similares a animales contenida dentro de un reino y consta de clases relacionadas.
pie ambulacral: extensión cilíndrica del sistema hidrovascular de los equinodermos; sirve para locomoción, sujeción de alimentos y respiración.
piel: tejido que constituye la superficie externa del cuerpo de un animal.
píldora para el control de la natalidad: método anticonceptivo temporal que impide la ovulación mediante el suministro continuo de estrógeno y progesterona, lo que inhibe la liberación de LH; debe tomarse diariamente, por lo regular, durante 21 días de cada ciclo menstrual.
pilus (plural, *pili):* proyección delgada hecha de proteínas y situada en la superficie de ciertas bacterias; por lo regular sirve para unir a la bacteria con otra célula.
pinocitosis: movimiento no selectivo del fluido extracelular que queda encerrado en una vesícula formada a partir de la membrana plasmática y se transfiere al interior de la célula.
pionero: organismo que es de los primeros en colonizar un hábitat desocupado durante las primeras etapas de la sucesión.
pirámide de energía: representación gráfica de la energía contenida en niveles tróficos sucesivos, donde la energía máxima está en la base (productores primarios) y los niveles más altos corresponden a cantidades progresivamente menores.
pirógeno endógeno: sustancia química, producida por el organismo, que estimula la producción de fiebre.
piruvato: molécula de tres carbonos que se forma en la glucólisis y luego se utiliza en la fermentación o la respiración celular
placa: depósito de colesterol y otras sustancias grasas en la pared de una arteria.
placa celular: en la división de células vegetales, la serie de vesículas que se fusionan para formar las nuevas membranas plasmáticas y la pared celular que separa las células hijas.
placa cribosa: en las plantas, estructura entre dos elementos adyacentes del tubo criboso en el floema, donde agujeros formados en las paredes celulares primarias interconectan el citoplasma de los elementos; en los equinodermos, la abertura a través de la cual ingresa agua en el sistema hidrovascular.
placenta: en los mamíferos, estructura formada por una interposición compleja del revestimiento uterino y las membranas embrionarias, especialmente el corion; participa en el intercambio de gases, nutrimentos y desechos entre los sistemas circulatorios embrionario y materno y secreta hormonas.
placentario: dícese de un mamífero que tiene placenta (es decir, una especie que no es marsupial ni monotrema).
plancton: organismos microscópicos que viven en entornos marinos o de agua dulce: comprende el fitoplancton y el zooplancton.
planta de día corto: planta que florece sólo si la luz solar dura menos que el periodo específico para la especie.
planta de día largo: planta que florece sólo si la luz de día tiene una duración mayor que el periodo específico para la especie.
planta de hoja perenne: planta que conserva hojas verdes durante todo el año.
planta de noche corta: planta que florece sólo si la duración de la oscuridad es menor que el periodo específico para la especie (también se conoce como *planta de día largo*).
planta de noche larga: planta que florece sólo si la duración de la oscuridad ininterrumpida es mayor que el periodo específico para la especie (también se conoce como *planta de día corto*).
planta neutral al día: planta que florece tan pronto como ha crecido y se ha desarrollado, sin que influya en ello la duración del día.
plaqueta: fragmento celular que se forma a partir de megacariocitos en la médula ósea y carece de núcleo; circula en la sangre y participa en su coagulación.
plasma: la porción fluida, no celular, de la sangre.
plásmido: pequeño fragmento circular de DNA situado en el citoplasma de muchas bacterias; normalmente no lleva genes necesarios para el funcionamiento adecuado de la bacteria, pero podría llevar genes que ayudan a la bacteria a sobrevivir en ciertos ambientes, como un gen para la resistencia a los antibióticos.
plasmodesma: puente de célula a célula en las plantas, que conecta el citoplasma de células adyacentes.

plasmodio: masa de citoplasma que semeja una babosa y contiene miles de núcleos que no están confinados dentro de células individuales.
plástidos: en las células vegetales, organelo delimitado por dos membranas que podría participar en la fotosíntesis (cloroplastos) o en el almacenamiento de pigmentos o alimentos.
pleiotropía: situación en la que un solo gen influye en más de una característica fenotípica.
población: todos los miembros de una especie dada dentro de un ecosistema, que se encuentran en el mismo tiempo y lugar y que pueden cruzarse real o potencialmente.
población de equilibrio: población en la que las frecuencias de los alelos y la distribución de los genotipos no cambian de una generación a la siguiente.
población mínima viable (PMV): población aislada más pequeña que puede subsistir indefinidamente y sobrevivir a acontecimientos naturales como incendios e inundaciones.
polen/grano de polen: gametofito masculino de una planta con semillas.
polímero: molécula compuesta de tres o más subunidades (quizá miles) más pequeñas llamadas *monómeros*, que pueden ser idénticas (como los monómeros de glucosa del almidón) o diferentes (como los aminoácidos de una proteína).
polimorfismo de la longitud del fragmento de restricción (RFLP): diferencia en la longitud de los fragmentos de restricción que se producen cortando muestras de DNA de diferentes individuos de la misma especie con el mismo conjunto de enzimas de restricción; es resultado de diferencias en las secuencias de nucleótidos entre individuos de la misma especie.
polimorfismo equilibrado: conservación prolongada de dos o más alelos en una población, normalmente porque cada alelo se ve favorecido por una presión ambiental diferente.
polinización: en las plantas con flores, cuando los granos de polen caen en el estigma de una flor de la misma especie; en las coníferas, cuando granos de polen caen en la cámara de polen de un cono femenino de la misma especie.
polipéptido: polímero corto de aminoácidos; a menudo se usa como sinónimo de proteína.
poliploide: que tiene más de dos cromosomas homólogos de cada tipo.
pólipo: etapa sedentaria, con forma de jarrón, del ciclo de vida de muchos cnidarios; incluye la hidra y las anémonas de mar.
polisacárido: molécula grande de carbohidrato compuesta de cadenas (ramificadas o no) de subunidades de monosacárido repetidas, que generalmente son moléculas de glucosa o glucosa modificada; incluye almidones, celulosa y glucógeno.
porción conductora: parte del sistema respiratorio de los vertebrados de respiración pulmonar que lleva aire a los pulmones.
porción de intercambio de gases: parte del sistema respiratorio de los vertebrados de respiración pulmonar donde se intercambian gases en los alveolos de los pulmones.
poro excretor: abertura de la pared corporal de ciertos invertebrados, como la lombriz de tierra, por donde se excreta la orina.
portador: individuo que es heterocigótico respecto a una condición recesiva; manifiesta el fenotipo dominante, pero puede transmitir el alelo recesivo a sus descendientes.
portador de electrones: molécula capaz de ganar o perder electrones de forma reversible. En general, los portadores de electrones aceptan electrones de alta energía producidos durante una reacción exergónica y los donan a moléculas receptoras que utilizan la energía para llevar a cabo reacciones endergónicas.
posterior: el extremo trasero o de cola de un animal.
potencial biótico: tasa máxima a la que una población podría crecer suponiendo condiciones ideales que hacen posible una tasa de natalidad máxima y una tasa de mortalidad mínima.
potencial de acción: cambio rápido de un potencial eléctrico negativo a uno positivo en una neurona. Esta señal viaja por el axón sin que cambie su intensidad.
potencial de receptor: cambio de potencial eléctrico en una célula receptora que se produce en respuesta a la recepción de un estímulo ambiental (sustancias químicas, sonido, luz, calor, etcétera). La magnitud del potencial de receptor es proporcional a la intensidad del estímulo.
potencial de reposo: potencial eléctrico negativo en células nerviosas no estimuladas.
potencial postsináptico (PPS): señal eléctrica que se produce en una célula postsináptica por transmisión a través de la sinapsis; podría ser de excitación (PPSE), con lo que aumenta la probabilidad de que la célula produzca un potencial de acción, o de inhibición (PPSI), que tiende a inhibir un potencial de acción.
poza génica (*gene pool*): total de los alelos de todos los genes de una población; en el caso de un gen individual, el total de los alelos de ese gen que se presentan en una población.
pradera: bioma situado en los centros de los continentes, caracterizado por la presencia de pastos; también se llama *pastizal*.
pastizal: bioma que se encuentra en el centro de los continentes y donde crecen pastos; también se llama *pradera*.
preadaptación: característica que evolucionó dentro de un conjunto de condiciones ambientales y que, de manera fortuita, ayuda a un organismo a adaptarse a nuevas condiciones ambientales.
presa: organismos que son matados y comidos por otro organismo.
presión de turgencia: presión que se produce dentro de una célula (especialmente en la vacuola central de las células vegetales) como resultado del ingreso osmótico de agua.
presión osmótica: presión necesaria para contrarrestar la tendencia del agua a pasar de una solución con mayor concentración de moléculas de agua libre a una solución con menor concentración de agua libre.
primate: mamífero que se caracteriza por la presencia de un pulgar oponible, ojos que miran hacia delante y una corteza cerebral bien desarrollada; comprende los lémures, monos, simios y seres humanos.
primera ley de la termodinámica: principio físico que establece que, dentro de todo sistema aislado, la energía no se crea ni se destruye, sino sólo se transforma.
primordio foliar: cúmulo de células meristemáticas situadas en el nudo de un tallo, que al desarrollarse produce una hoja.
principio de exclusión competitiva: concepto de que dos especies cualesquiera no pueden ocupar de forma simultánea y continua el mismo nicho ecológico.
principio de Hardy-Weinberg: modelo matemático que propone que, en ciertas condiciones, las frecuencias de los alelos y las frecuencias de los genotipos de una población que se reproduce sexualmente permanecen constantes al paso de las generaciones.
prión: proteína que, en forma mutada, actúa como agente infeccioso causante de ciertas enfermedades neurodegenerativas, como el kuru y la tembladera (*scrapie*).
procariota: organismo cuyas células son procarióticas; las bacterias y las arqueas son procariotas.
procariótico: dícese de las células de los dominios Bacteria o Archaea. Las células procarióticas no tienen su material genético encerrado en un núcleo delimitado por membranas; tampoco tienen otros organelos encerrados en membranas.
prosencéfalo (cerebro): parte del encéfalo que se encarga del procesamiento sensorial, la dirección de las señales motrices y la coordinación de la mayoría de las actividades corporales; se compone de dos mitades casi simétricas (los hemisferios) enlazadas por una banda ancha de axones conocida como cuerpo calloso.
productividad primaria neta: la energía que se almacena en los autótrofos de un ecosistema durante un periodo dado.
producto: átomo o molécula que se forma a partir de reactivos en una reacción química.
productor: organismo fotosintético; un autótrofo.
profase: primera etapa de la mitosis, en la que los cromosomas comienzan a hacerse visibles al microscopio óptico como hebras engrosadas y condensadas, y se empieza a formar el huso; conforme se completa el huso, la envoltura nuclear se desintegra y las fibras del huso invaden la región nuclear y se unen a los cinetocoros de los cromosomas. También se llama así a la primera etapa de la meiosis: en la meiosis I, los cromosomas homólogos se aparean e intercambian partes en los quiasmas; en la meiosis II, el huso vuelve a formarse y los cromosomas se unen a los microtúbulos.
progesterona: hormona producida por el cuerpo lúteo; promueve el desarrollo del revestimiento uterino en las hembras.
prolactina: hormona secretada por la hipófisis anterior que estimula la producción de leche en la mujer.
promotor: secuencia específica de DNA a la que se une la RNA polimerasa para iniciar la transcripción de genes.
propiedad emergente: atributo intangible que surge como resultado de complejas interacciones ordenadas entre partes individuales.
prosencéfalo: durante el desarrollo, parte anterior del encéfalo. En los mamíferos, el prosencéfalo se diferencia para dar origen al tálamo, el sistema límbico y el cerebro. En los seres humanos, el cerebro contiene alrededor de la mitad de las neuronas del encéfalo.
prostaglandina: familia de hormonas de ácido graso modificado, fabricadas por muchas células del cuerpo.
próstata: glándula que produce parte del fluido componente del semen; el fluido prostático es alcalino y contiene una sustancia que activa el movimiento de los espermatozoides.
proteasa: enzima que digiere proteínas.
proteína: polímero de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.
proteína de canal: proteína de la membrana que forma un canal o poro que atraviesa totalmente la membrana y que por lo general es permeable a una o a unas pocas moléculas solubles en agua, especialmente iones.
proteína de reconocimiento: proteína o glucoproteína que sobresale de la superficie externa de una membrana plasmática e identifica a la

célula como perteneciente a una especie dada, a un individuo específico de esa especie y, en muchos casos, a un órgano específico dentro del individuo.

proteína de transporte: proteína que regula el movimiento de moléculas solubles en agua a través de la membrana plasmática.

proteína portadora: proteína de la membrana que facilita la difusión de sustancias específicas a través de ella. La molécula que se ha de transportar se fija a la superficie externa de la proteína transportadora, la cual cambia entonces de forma y permite que la molécula atraviese la membrana a través de la proteína.

proteína receptora: proteína, situada en una membrana (o en el citoplasma), que reconoce moléculas específicas y se une a ellas. La unión a proteínas receptoras por lo regular hace que la célula produzca una respuesta, como endocitosis, aumento en la tasa metabólica o división celular.

protista: organismo eucariótico que no es planta, ni animal, ni hongo. El término comprende un conjunto diverso de organismos y no representa un grupo monofilético.

protocélula: precursor evolutivo hipotético de las células vivientes; consiste en una mezcla de moléculas orgánicas dentro de una membrana.

protón: partícula subatómica presente en el núcleo del átomo; lleva una unidad de carga positiva y tiene una masa relativamente grande, casi igual a la masa del neutrón.

protonefridio: sistema excretor que consiste en túbulos con abertura externa, pero sin aberturas internas; por ejemplo, el sistema de células flamígeras de los platelmintos.

protostoma: animal con un modo de desarrollo embrionario en el que el celoma se deriva de divisiones en el mesodermo; característico de los artrópodos, anélidos y moluscos.

protozoario: protista no fotosintético, con características semejantes a los animales.

pubertad: etapa del desarrollo de los humanos (que se inicia generalmente alrededor de los 13 años) caracterizada por el rápido crecimiento y la aparición de caracteres sexuales secundarios en respuesta a la creciente secreción de testosterona en los hombres y estrógeno en las mujeres.

puente: porción del rombencéfalo inmediatamente arriba del bulbo raquídeo; contiene neuronas que influyen en el sueño y el ritmo y patrón de la respiración.

puente de disulfuro: enlace covalente que se forma entre los átomos de azufre de dos cisteínas de una proteína; por lo general, hace que la proteína se pliegue al acercar partes de la proteína que de otro modo estarían distantes.

puente de hidrógeno: atracción débil entre un átomo de hidrógeno que tiene carga positiva parcial (porque está unido por un enlace covalente polar con otro átomo) y otro átomo, que generalmente es oxígeno o nitrógeno, con carga negativa parcial; los puentes de hidrógeno se forman entre átomos de una misma molécula o de diferentes moléculas.

puente transversal: en los músculos, extensión de la miosina que se une a la actina y tira de ella para producir la contracción muscular.

pulmón: cada uno de los dos órganos respiratorios que constan de cámaras que se inflan dentro de la cavidad torácica, en las cuales se efectúa intercambio gaseoso.

punto ciego: zona de la retina en la que los axones de las células ganglionares se fusionan para formar el nervio óptico.

pupa: etapa del desarrollo de algunas especies de insectos en la que el organismo deja de moverse y alimentarse y podría encerrarse en un capullo; se presenta entre las etapas larvaria y adulta.

pupila: abertura ajustable en el centro del iris, a través de la cual entra luz en el ojo.

queratina: proteína fibrosa del cabello, las uñas y la epidermis de la piel.

quiasma: punto en el que una cromátida de un cromosoma se entrecruza con una cromátida del cromosoma homólogo durante la profase I de la meiosis; lugar de intercambio de material genético entre cromosomas.

quimiorreceptor: receptor sensorial que responde a los estímulos químicos del ambiente; se utiliza en los sentidos del gusto y el olfato.

quimiosintético: capaz de oxidar moléculas inorgánicas para obtener energía.

quimiósmosis: proceso de generación de ATP en los cloroplastos y las mitocondrias. Se utiliza el movimiento de electrones en un sistema de transporte de electrones para bombear iones hidrógeno a través de una membrana, con lo cual se crea un gradiente de concentración de iones hidrógeno a través de la membrana; los iones hidrógeno regresan por difusión a través de la membrana por los poros de las enzimas sintetizadoras de ATP; la energía liberada al bajar por el gradiente de concentración impulsa la síntesis de ATP.

quimiotáctico: que se desplaza hacia las sustancias químicas que liberan los alimentos o se aleja de las sustancias químicas tóxicas.

quimo: mezcla ácida con apariencia de caldo parcialmente digerido, agua y secreciones digestivas que pasa del estómago al intestino delgado.

quiste: etapa encapsulada de latencia del ciclo vital de ciertos invertebrados, como los platelmintos y nematodos parásitos.

quitina: compuesto presente en la pared celular de los hongos y en el exoesqueleto de los insectos y algunos otros artrópodos; se compone de cadenas de moléculas de glucosa nitrogenadas y modificadas.

radiación adaptativa: surgimiento de muchas especies nuevas en un tiempo relativamente corto como consecuencia de que una especie invade diferentes hábitat y luego evoluciona por diferentes presiones ambientales en esos lugares.

radiactivo: dícese de un átomo con núcleo inestable que se desintegra espontáneamente y al hacerlo emite radiación.

radical libre: molécula con un electrón desapareado que es altamente inestable y reactiva en relación con las moléculas circunvecinas. Al robar un electrón de la molécula que ataca, crea un radical libre e inicia una reacción en cadena que puede conducir a la destrucción de moléculas biológicas cruciales para la vida.

radiolario: protista acuático (generalmente marino) que se caracteriza por conchas de sílice casi siempre de diseño complicado.

rádula: listón de tejido en la boca de los moluscos gasterópodos; tiene numerosos dentículos en su superficie externa y sirve al animal para raspar e introducir alimento en su boca.

raíz: parte del cuerpo de la planta, generalmente subterránea, que brinda anclaje, absorbe agua y nutrimentos disueltos y los transporta al tallo, produce varias hormonas y, en algunas plantas, sirve como almacén de carbohidratos.

raíz primaria: la primera raíz que se desarrolla a partir de una semilla.

raíz ramificada: raíz que brota como ramificación de otra por división de las células del periciclo y diferenciación posterior de las células hijas.

raza pura: dícese de un individuo cuyos descendientes producidos a través de la autofecundación son idénticos al tipo parental. Los individuos de raza pura son homocigotos para un rasgo dado.

razonamiento deductivo: proceso consistente en generar hipótesis acerca del probable resultado de un experimento u observación.

razonamiento inductivo: proceso de elaborar una generalización sobre la base de muchas observaciones específicas que respaldan la generalización, junto con la ausencia de observaciones que la contradigan.

reabsorción tubular: proceso por el cual células de la nefrona eliminan agua y nutrimentos del filtrado que está dentro del túbulo y devuelven esas sustancias a la sangre.

reacción acoplada: par de reacciones, una exergónica y otra endergónica, vinculadas entre sí de tal forma que la energía producida por la reacción exergónica aporta la energía necesaria para llevar a cabo la reacción endergónica.

reacción de complemento: interacción entre células extrañas, anticuerpos y proteínas de complemento que da por resultado la destrucción de las células extrañas.

reacción en cadena de la polimerasa (RCP): método para producir un número prácticamente ilimitado de copias de un fragmento específico de DNA, partiendo incluso de una sola copia del DNA deseado.

reacción química: proceso que forma y rompe enlaces químicos que mantienen unidos los átomos.

reacciones dependientes de la luz: la primera etapa de la fotosíntesis, en la que la energía luminosa se capta como ATP y NADPH; se efectúa en los tilacoides de los cloroplastos.

reacciones independientes de la luz: la segunda etapa de la fotosíntesis, en la que la energía obtenida por las reacciones dependientes de la luz se usa para fijar dióxido de carbono en los carbohidratos; se efectúa en el estroma de los cloroplastos.

reactivo: átomo o molécula que se consume en una reacción química para formar un producto.

receptor: célula que responde a un estímulo ambiental (sustancias químicas, sonido, luz, pH, etcétera) modificando su potencial eléctrico; también se llama así a la molécula proteica de una membrana plasmática que se une a otra molécula (hormona o neurotransmisor) y causa cambios metabólicos o eléctricos en una célula.

receptor de célula T: receptor proteico situado en la superficie de una célula T; se une a un antígeno específico e inicia la respuesta inmunitaria de la célula T.

receptor del dolor: receptor celular que responde a ciertas sustancias que se producen como resultado del daño en un tejido, como iones potasio o bradiquinina, y es responsable de la sensación de dolor.

receptor sensorial: célula (por lo regular una neurona) especializada para responder a estímulos ambientales internos o externos específicos produciendo un potencial eléctrico.

recesivo: alelo que se expresa únicamente en homocigotos y está totalmente enmascarado en heterocigotos.

recombinación: formación de nuevas combinaciones de los diferentes alelos de cada gen de

un cromosoma; el resultado de un entrecruzamiento.
recombinación genética: generación de nuevas combinaciones de alelos de cromosomas homólogos debida al intercambio de DNA durante el entrecruzamiento.
recombinación sexual: durante la reproducción sexual, la formación de nuevas combinaciones de alelos en la progenie como resultado de la herencia de un cromosoma homólogo de cada uno de dos progenitores genéticamente distintos.
recto: porción terminal del tubo digestivo de los vertebrados, donde se acumulan las heces hasta que pueden eliminarse.
red alimentaria: representación de las complejas relaciones de alimentación (en términos de cadenas alimentarias que interactúan) de una comunidad; se incluyen numerosos organismos en diversos niveles tróficos, y muchos de los consumidores ocupan más de un nivel simultáneamente.
red nerviosa: forma simple de sistema nervioso; consta de una red de neuronas que se extienden por todos los tejidos de un organismo como un cnidario.
reflejo: movimiento simple y estereotipado de una parte del cuerpo que se efectúa automáticamente en respuesta a un estímulo.
regeneración: nuevo crecimiento de una parte del cuerpo perdida o dañada; también, reproducción asexual mediante el crecimiento de todo un cuerpo a partir de un fragmento.
región constante: parte de una molécula de anticuerpo que es similar en todos los anticuerpos de una clase dada.
región variable: parte de la molécula de un anticuerpo que difiere entre los anticuerpos: los extremos de las regiones variables de las cadenas ligera y pesada forman el sitio de unión específico para los antígenos.
regulación alostérica: proceso por el cual la acción enzimática aumenta o se inhibe, por efecto de pequeñas moléculas orgánicas que actúan como reguladoras al unirse a la enzima y alterar su sitio activo.
reino: la segunda categoría taxonómica más amplia, contenida dentro de un dominio y que consiste en fila o divisiones emparentados.
reloj biológico: mecanismo metabólico de medición del tiempo, presente en casi todos los organismos, mediante el cual el organismo mide la duración aproximada del día (24 horas), incluso en ausencia de señales ambientales externas como la luz y la oscuridad.
renina: enzima que se libera (en los mamíferos) cuando la presión arterial o la concentración de sodio en la sangre, o ambas cosas, caen por debajo de cierto punto; inicia una cadena de sucesos que restauran la presión arterial y la concentración de sodio.
replicación semiconservativa: proceso de replicación de la doble hélice del DNA; las dos cadenas de DNA se separan y cada una se utiliza como plantilla o molde para la síntesis de una cadena de DNA complementaria. Por ello, cada doble hélice hija consiste en una cadena parental y una cadena nueva.
reproducción asexual: reproducción en la que no hay fusión de células sexuales haploides. El organismo progenitor puede dividirse y regenerar partes nuevas, o puede formarse un nuevo individuo más pequeño adherido al progenitor, para luego desprenderse de éste una vez que está completo.
reproducción diferencial: diferencias cuantitativas de reproducción entre individuos de una población, generalmente como resultado de diferencias genéticas.
reproducción sexual: forma de reproducción en la que material genético de dos organismos progenitores se combina en la descendencia; generalmente, dos gametos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide.
reptil: miembro del grupo de los cordados que incluye a las serpientes, los lagartos, las tortugas, los caimanes y los cocodrilos; no es un grupo monofilético.
reservas de la biosfera: regiones designadas por la ONU que pretenden conservar la biodiversidad y evaluar técnicas para el desarrollo humano sustentable mientras se preservan los valores culturales locales.
reservas núcleo: áreas naturales protegidas de casi todos los usos por parte de los seres humanos que comprenden suficiente espacio para preservar los ecosistemas con toda su biodiversidad.
reservorio: principal fuente y sitio de almacenamiento de un nutrimento en un ecosistema, normalmente en la porción abiótica.
resistencia a los antibióticos: capacidad de un patógeno mutante para resistir los efectos de un antibiótico que normalmente lo mataría.
resistencia ambiental: todo factor que tiende a contrarrestar el potencial biótico y a limitar así el tamaño de una población.
respiración celular: reacciones que requieren oxígeno; se llevan a cabo en las mitocondrias y descomponen los productos finales de la glucólisis en dióxido de carbono y agua, al tiempo que captan grandes cantidades de energía en forma de ATP
respuesta inflamatoria: respuesta local no específica a una lesión del organismo; se caracteriza por que los leucocitos fagocitan las sustancias extrañas y los restos de tejidos y por el aislamiento de la zona lesionada mediante coagulación de los líquidos que escapan de los vasos sanguíneos cercanos.
respuesta inmunitaria: respuesta específica del sistema inmunitario ante la invasión del organismo por parte de una sustancia extraña o un microorganismo; las células inmunitarias reconocen la sustancia extraña y los anticuerpos se encargan de destruirla.
retículo endoplásmico (RE): sistema de tubos y poros membranosos del interior de las células eucarióticas; en él se sintetizan casi todas las proteínas y los lípidos.
retículo endoplásmico liso: retículo endoplásmico sin ribosomas.
retículo endoplásmico rugoso: retículo endoplásmico cubierto en su cara exterior por ribosomas.
retículo sarcoplásmico: retículo endoplásmico especializado de las células musculares; forma tubos huecos interconectados. El retículo sarcoplásmico almacena iones calcio y los libera al interior de la célula muscular para iniciar la contracción.
retina: membrana de tejido nervioso, con varias capas, situada al fondo de los ojos tipo cámara; se compone de células fotorreceptoras más las células nerviosas asociadas que refinan la información de fotorrecepción y la transmiten al nervio óptico.
retroalimentación negativa: situación en la que un cambio inicia una serie de sucesos que tienden a contrarrestarlo y restaurar el estado original. La retroalimentación negativa en los sistemas fisiológicos mantiene la homeostasis.
retroalimentación positiva: situación en la que un cambio da pie a sucesos que tienden a amplificarlo.
retrovirus: virus que usa RNA como material genético. Cuando invade una célula eucariótica, un retrovirus "transcribe a la inversa" su RNA a DNA, el cual dirige entonces la síntesis de más virus, empleando la maquinaria de transcripción y traducción de la célula.
ribosoma: organelo que consta de dos subunidades, cada una compuesta por RNA ribosomal y proteína; sitio de la síntesis de proteínas, durante la cual la secuencia de bases del RNA mensajero se traduce en la secuencia de aminoácidos de una proteína.
ribozima: molécula de RNA que puede catalizar ciertas reacciones químicas, sobre todo las que participan en la síntesis y el procesamiento del mismo RNA.
riñón: cada uno de los dos órganos del sistema excretor situados a los lados de la columna vertebral; se encarga de filtrar la sangre para eliminar desechos y regular su composición y contenido de agua.
ritmo circadiano: suceso recurrente que se produce cada 24 horas, aun en ausencia de señales ambientales.
rizoide: estructura semejante a una raíz, presente en las briofitas, que ancla a la planta y absorbe agua y nutrimentos del suelo.
rizoma: tallo subterráneo, por lo regular horizontal, que almacena alimentos.
RNA de transferencia (tRNA): tipo de RNA que se une a un aminoácido específico, lo lleva a un ribosoma y lo acomoda para incorporarlo en una cadena de proteínas en crecimiento durante la síntesis proteica. Un conjunto de tres bases (el anticodón) del tRNA complementa el conjunto de tres bases en el mRNA (el codón) que codifica ese aminoácido en el código genético.
RNA mensajero (mRNA): cadena de RNA que es complemento del DNA de un gen y comunica la información genética del DNA a los ribosomas para usarla durante la síntesis de proteínas; las secuencias de tres bases (codones) del mRNA especifican los aminoácidos que deben incorporarse a una proteína.
RNA polimerasa: en la síntesis de RNA, enzima que cataliza la unión de nucleótidos de RNA libres para formar una cadena continua, empleando nucleótidos de RNA que son complementarios a los de una cadena de DNA.
RNA ribosómico (rRNA): tipo de RNA que se combina con proteínas para formar ribosomas.
rombencéfalo (cerebro posterior): parte posterior del encéfalo que contiene el bulbo raquídeo, el puente y el cerebelo.
ruta metabólica: sucesión de reacciones químicas dentro de una célula, en la que los productos de una reacción son los reactivos de la siguiente.
sabana: bioma dominado por pastos, que sustenta árboles dispersos y bosques de matorral espinoso; por lo regular tiene una estación de lluvias en la que cae toda la precipitación del año.
sacarosa: disacárido compuesto de glucosa y fructosa.
saco embrionario: gametofito femenino haploide de las plantas con flores.
saco vitelino: una de las membranas de los embriones de reptiles, aves y mamíferos; en las aves y los reptiles, membrana que rodea a la yema del huevo; en los mamíferos forma parte

del cordón umbilical y del tracto digestivo, pero está vacía.
sales biliares: sustancias que se sintetizan en el hígado a partir de colesterol y aminoácidos; ayudan a descomponer los lípidos dispersándolos en partículas pequeñas sobre las cuales pueden actuar las enzimas.
sangre: líquido compuesto de plasma y eritrocitos en suspensión; se transporta dentro del sistema circulatorio.
saprobiota: organismo que obtiene sus nutrimentos de los cuerpos de organismos muertos.
sarcodina: protista no fotosintético (protozoario) que se caracteriza por la capacidad de formar seudópodos; algunas sarcodinas, como las amibas, son desnudas, mientras que otras tienen conchas de diseño complicado.
sarcómero: unidad de contracción de una fibra muscular; subunidad de la miofibrilla que consiste en filamentos de actina y miosina y está delimitada por líneas Z.
saturado: dícese de un ácido graso que tiene el mayor número posible de átomos de hidrógeno unidos al esqueleto de carbono; ácido graso sin dobles enlaces en su esqueleto de carbono.
secreción tubular: proceso por el cual las células del túbulo de la nefrona extraen otros desechos de la sangre, secretándolos activamente hacia el túbulo.
secretina: hormona producida por el intestino delgado que estimula la elaboración y liberación de secreciones digestivas por el páncreas y el hígado.
secuenciación del DNA: proceso para determinar el orden de los nucleótidos en una molécula de DNA.
segmentación: **1** plan corporal de un animal en el que el cuerpo se divide en unidades repetidas que por lo regular son similares. **2** primeras divisiones celulares del embrión, entre las cuales hay poco o ningún crecimiento; se reduce el tamaño de las células y se distribuyen sustancias reguladoras de los genes a la célula recién formada.
segregación: véase *ley de la segregación.*
segunda ley de la termodinámica: principio de la física que dice que cualquier cambio en un sistema aislado hace que disminuya la cantidad de energía útil concentrada y que aumente la cantidad de aleatoriedad y desorden (entropía).
segundo mensajero: sustancia intracelular, como el AMP cíclico, que se sintetiza o se libera dentro de una célula como respuesta a la unión de una hormona o neurotransmisor (el primer mensajero) con receptores de la superficie celular; es el causante de cambios específicos en el metabolismo de la célula.
selección artificial: procedimiento de cruzamiento selectivo en el que se eligen como reproductores sólo los individuos con rasgos específicos; se usa principalmente para fomentar rasgos deseables en plantas y animales domésticos; también se usa en experimentos de biología evolutiva.
selección clonal: mecanismo mediante el cual el sistema inmunitario aumenta su especificidad; un antígeno invasor suscita una respuesta de sólo unos cuantos linfocitos, los cuales proliferan hasta formar un clon de células que atacan sólo el antígeno específico que estimuló su producción.
selección de linaje: tipo de selección natural que favorece cierto alelo porque mejora la supervivencia o el éxito reproductivo de individuos afines que llevan el mismo alelo.
selección direccional: tipo de selección natural en el que se favorece un fenotipo extremo por encima de todos los demás.
selección disruptiva: tipo de selección natural en la que se favorecen ambos fenotipos extremos por encima del fenotipo medio.
selección estabilizante: tipo de selección natural en la que se eliminan los organismos que exhiben fenotipos extremos.
selección natural: supervivencia y reproducción desiguales de organismos debido a fuerzas del entorno, cuyo resultado es la preservación de adaptaciones favorables. Por lo regular, la selección natural se refiere específicamente a la supervivencia y reproducción diferenciales con base en diferencias genéticas entre los individuos.
selección sexual: tipo de selección natural en que la pareja elegida por un sexo es el agente selectivo.
selectivamente permeable: cualidad de una membrana que permite que ciertas moléculas o iones se desplacen a través de ella más fácilmente que otros.
selva tropical: bioma con condiciones uniformemente cálidas y húmedas; dominado por árboles de hojas perennes y anchas; es el bioma más diverso.
sembrar sin labrar: técnica agrícola que deja los restos de los cultivos cosechados en la parcela para formar paja y hojas para el cultivo del año siguiente.
semen: fluido producido por el tracto reproductor masculino; contiene los espermatozoides.
semilla: estructura reproductora de las plantas de semilla; está protegida por un tegumento; contiene un embrión de la planta y una provisión de alimento para éste.
senectud: en las plantas, proceso de envejecimiento específico que por lo regular incluye deterioro y la caída de hojas y flores.
sépalo: conjunto de hojas modificadas que rodean y protegen al capullo de una flor; por lo regular forman estructuras verdes, similares a hojas, cuando la flor se abre.
septo: división que separa la hifa de un hongo en células individuales; poros en los septos permiten la transferencia de materiales entre células.
serotonina: en el sistema nervioso central, neurotransmisor que interviene en el estado de ánimo, el sueño y la inhibición del dolor.
servicios de los ecosistemas: procesos por los que los ecosistemas naturales y sus comunidades vivas sostienen y satisfacen la vida humana. Los servicios de los ecosistemas incluyen purificar el aire y el agua, reponer el oxígeno, polinizar las plantas, controlar las inundaciones, ofrecer hábitat para la vida silvestre y muchos más.
seudoceloma: "falso celoma"; cavidad corporal con un origen embrionario diferente del celoma, pero con una función similar; presente en los gusanos redondos.
seudoplasmodio: agregado de células amiboides individuales que forman una masa similar a una babosa.
seudópodo: extensión de la membrana plasmática con la cual ciertas células, como las amibas, se desplazan y fagocitan a su presa.
sésil: que no puede desplazarse; por lo regular está pegado a una superficie.
sífilis: enfermedad bacteriana de transmisión sexual que afecta a los órganos reproductores; si no se trata, puede dañar a los sistemas nervioso y circulatorio.
simbiosis: interacción estrecha entre organismos de diferentes especies durante un periodo prolongado. Una de las dos especies, o ambas, podrían beneficiarse por la asociación o (en el caso del parasitismo) uno de los participantes podría salir perjudicado. La simbiosis incluye parasitismo, mutualismo y comensalismo.
simbiótico: referente a una relación ecológica basada en la simbiosis.
simetría bilateral: distribución corporal en la que sólo un plano que pasa por el eje central divide el cuerpo en mitades que son imágenes especulares.
simetría radial: distribución corporal en la que cualquier plano que pase por un eje central dividirá el cuerpo en mitades que son aproximadamente imágenes especulares. Los cnidarios y muchos equinodermos adultos tienen simetría radial.
sinapsis: sitio de comunicación entre células nerviosas. En una sinapsis, una célula (presináptica) normalmente libera una sustancia (el neurotransmisor) que altera el potencial eléctrico de la segunda célula (postsináptica).
síndrome de alcoholismo fetal (SAF): conjunto de síntomas que incluyen retraso mental y anomalías físicas; se presenta en bebés nacidos de madres que consumieron grandes cantidades de bebidas alcohólicas durante el embarazo.
síndrome de Down: trastorno genético provocado por la presencia de tres copias del cromosoma 21; sus características más comunes incluyen retraso mental, párpados de forma peculiar, boca pequeña con lengua protruida, defectos cardiacos y escasa resistencia a las enfermedades infecciosas; también recibe el nombre de *trisomía 21.*
síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA): enfermedad infecciosa causada por el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH); ataca y destruye las células T, lo que debilita el sistema inmunitario.
síndrome de Klinefelter: conjunto de características que suelen encontrarse en individuos que tienen dos cromosomas X y uno Y; estos individuos son fenotípicamente de sexo masculino, pero son estériles y tienen varios rasgos femeninos, como caderas anchas y desarrollo parcial de mamas.
síndrome de Turner: conjunto de características típicas de una mujer que sólo tiene un cromosoma X: esterilidad, muy baja estatura y falta de las características sexuales secundarias femeninas.
síndrome de Werner: condición poco común en la que un gen defectuoso causa envejecimiento prematuro; la causa es una mutación en el gen que codifica las enzimas de duplicación/reparación del DNA.
síntesis por deshidratación: reacción química en la que se unen dos moléculas mediante un enlace covalente, con eliminación simultánea de un átomo de hidrógeno de una molécula y un grupo hidroxilo de otra, que forman agua; reacción inversa de la hidrólisis.
sistema circulatorio abierto: tipo de sistema circulatorio de algunos invertebrados, como los artrópodos y moluscos, que incluye un espacio abierto (el hemocele) en el que la sangre baña directamente tejidos corporales.
sistema circulatorio cerrado: tipo de sistema circulatorio, presente en ciertos gusanos y ver-

tebrados, en el que la sangre siempre está confinada dentro del corazón y los vasos.

sistema de complemento: serie de reacciones por las que las proteínas de complemento se unen a los anticuerpos y atraen hacia ese punto leucocitos fagocíticos que destruyen la célula invasora que desencadena las reacciones.

sistema de órganos: dos o más órganos que colaboran para desempeñar una función específica; por ejemplo, el sistema digestivo.

sistema de raíces fibrosas: sistema de raíces que es común encontrar en las monocotiledóneas y que se caracteriza por un gran número de raíces, todas aproximadamente del mismo tamaño, que salen de la base del tallo.

sistema de raíz primaria: sistema de raíces, común en las dicotiledóneas, que consiste en una raíz principal larga y gruesa y muchas raíces laterales más pequeñas, todas las cuales crecen a partir de la raíz primaria.

sistema de tejido dérmico: sistema de tejido vegetal que constituye la cubierta externa del cuerpo de la planta.

sistema de tejido fundamental: sistema de tejido vegetal compuesto de células de parénquima, colénquima y esclerénquima, que constituye la mayor parte de una hoja o un tallo tierno, con exclusión de los tejidos vascular y dérmico. Casi todas las células del tejido fundamental participan en la fotosíntesis, el sostén o el almacenamiento de carbohidratos.

sistema de tejido vascular: sistema de tejido vegetal que consiste en xilema (que transporta agua y minerales de la raíz al vástago) y floema (que transporta agua y azúcares por toda la planta).

sistema de transporte de electrones: serie de moléculas portadoras de electrones, presentes en las membranas del tilacoide de los cloroplastos y en la membrana interna de las mitocondrias, que extraen energía de los electrones y generan ATP u otras moléculas de alta energía.

sistema digestivo: conjunto de órganos encargados de ingerir y luego digerir sustancias alimenticias para transformarlas en moléculas simples que se pueden absorber y de expeler del cuerpo los residuos no digeridos.

sistema endocrino: sistema de órganos de los animales que se encarga de la comunicación entre células; se compone de hormonas y de las células que las secretan y las reciben.

sistema haversiano: véase *osteón*.

sistema hidrovascular: en los equinodermos, sistema que consiste en una serie de canales a través de los cuales se conduce agua de mar y se utiliza para inflar los pies ambulacrales para locomoción, sujeción de alimentos y respiración.

sistema inmunitario: células como los macrófagos, las células B y las células T, y moléculas como los anticuerpos, que colaboran para combatir a los microorganismos que invaden el cuerpo.

sistema límbico: grupo diverso de estructuras cerebrales, en su mayor parte en el prosencéfalo inferior, que incluye el tálamo, el hipotálamo, la amígdala, el hipocampo y partes del cerebro; interviene en las emociones básicas, impulsos, conducta y aprendizaje.

sistema linfático: sistema que consta de vasos linfáticos, capilares linfáticos, ganglios linfáticos, el timo y el bazo; ayuda a proteger al cuerpo contra infecciones, absorbe grasas y devuelve el exceso de fluido y proteínas pequeñas al sistema circulatorio sanguíneo.

sistema nervioso autónomo: parte del sistema nervioso periférico de los vertebrados que hace sinapsis en glándulas, órganos internos y músculos lisos y produce respuestas involuntarias.

sistema nervioso central: en los vertebrados, el cerebro y la médula espinal.

sistema nervioso periférico: en los vertebrados, la parte del sistema nervioso que conecta el sistema nervioso central con el resto del cuerpo.

sistema nervioso somático: porción del sistema nervioso periférico que controla el movimiento voluntario activando músculos esqueléticos.

sistema radicular: todas las raíces de una planta.

sistema urinario: sistema de órganos que produce, almacena y elimina orina, la cual contiene desechos celulares, exceso de agua y nutrimentos, así como sustancias tóxicas o extrañas. El sistema urinario es fundamental para mantener las condiciones homeostáticas en el torrente sanguíneo. Incluye riñones, uréteres, vejiga y uretra.

sistemática: rama de la biología que se ocupa de reconstruir filogenias, además de nombrar y clasificar a las especies.

sitio activo: región de una molécula enzimática que se une a los sustratos y ejecuta la función catalítica de la enzima.

sobreexplotación: cacería o recolección de poblaciones naturales a una tasa que excede su capacidad para reponerse en términos cuantitativos.

sombra pluvial: área seca local creada por la modificación de los patrones de lluvia por una cordillera montañosa.

sonda de DNA: secuencia de nucleótidos que es complementaria con respecto a la secuencia de nucleótidos del gen que se estudia; se usa para localizar un gen específico durante la electroforesis en gel u otros métodos de análisis de DNA.

subclímax: comunidad en la que la sucesión se detiene antes de llegar a la comunidad clímax y se mantiene por perturbaciones regulares; por ejemplo, pradera de pastos altos mantenida por incendios periódicos.

subunidad: molécula orgánica pequeña; varias de ellas podrían unirse para formar una molécula mayor. Véase también *monómero*.

sucesión: cambio estructural en una comunidad y en su entorno inanimado, con el paso del tiempo. Durante la sucesión, las especies son sustituidas por otras de forma un tanto predecible, hasta que se llega a una comunidad clímax autosuficiente.

sucesión primaria: sucesión que se da en un entorno, como roca desnuda, en el que no estaba presente rastro alguno de una comunidad previa.

sucesión secundaria: sucesión que se da después de que una comunidad existente es perturbada; por ejemplo, después de un incendio forestal. Es mucho más rápida que la sucesión primaria.

sumidero: en las plantas, cualquier estructura que consume azúcares o los convierte en almidón y hacia la cual fluyen los fluidos del floema.

surgencia: flujo ascendente que lleva agua fría, cargada de nutrimentos, de las profundidades del océano a la superficie; se presenta a lo largo de costas occidentales.

sustancia de la reina: sustancia química producida por una abeja reina que puede actuar como iniciador y también como feromona.

sustitución de nucleótidos: mutación que cambia un nucleótido de una molécula de DNA por otro; por ejemplo, adenina por guanina.

sustrato: átomos o moléculas que son los reactivos de una reacción química catalizada por enzimas.

tablas de vida: tabla de datos que agrupa a los organismos nacidos en la misma época para hacer un seguimiento de ellos a lo largo de su ciclo de vida, registrando cómo muchos sobreviven en cada año sucesivo (u otra unidad de tiempo). El agrupamiento se hace de acuerdo con varios parámetros, como el sexo. Las tablas de vida incluyen muchos otros parámetros (como el nivel socioeconómico) que los demógrafos emplean con frecuencia.

taiga: bioma con inviernos largos y fríos y sólo unos cuantos meses de tiempo cálido; dominado por coníferas de hojas perennes; también llamado *bosque septentrional de coníferas o bosque boreal*.

tálamo: parte del prosencéfalo que retransmite información sensorial a muchas partes del cerebro.

tallo: porción del cuerpo de una planta que generalmente está sobre el suelo y que sostiene hojas y estructuras reproductoras como flores y frutos.

tasa de crecimiento: medida del cambio de tamaño de una población por individuo y por unidad de tiempo.

tasa de natalidad: número de nacimientos por individuo en una unidad especificada de tiempo, por lo general, un año.

tasa de mortalidad: número de muertes por individuo en una unidad especificada de tiempo, por lo general, un año.

taxia: comportamiento innato que es un movimiento dirigido de un organismo hacia un estímulo como calor, luz o gravedad o en sentido opuesto.

taxonomía: ciencia que clasifica a los organismos en categorías organizadas jerárquicamente con el fin de reflejar sus relaciones evolutivas.

Tay-Sachs, enfermedad de: enfermedad recesiva causada por una deficiencia de las enzimas que regulan la degradación de los lípidos en el cerebro.

tectónica de placas: teoría de que la corteza terrestre está dividida en placas irregulares que convergen, divergen o se deslizan una con respecto a la otra; estos movimientos causan la deriva continental, el movimiento de los continentes sobre la superficie de la Tierra.

tegumento: en las plantas, capas externas de células del óvulo que rodean el saco embrionario; se transforma en la cubierta de la semilla.

tejido: grupo de células (generalmente similares) que en conjunto desempeñan una función específica; por ejemplo, músculo; podría incluir material extracelular producido por sus células.

tejido adiposo: tejido compuesto de células que contienen grasa.

tejido conectivo: tipo de tejido compuesto de diversos tejidos como el óseo, el adiposo y el sanguíneo, que generalmente contiene grandes cantidades de material extracelular.

tejido epidérmico: tejido dérmico de las plantas que forma la epidermis, esto es, la capa celular más externa que recubre las plantas jóvenes.

tejido epitelial: tipo de tejido que forma membranas que cubren la superficie del cuerpo y

revisten sus cavidades; también da origen a glándulas.
tejido nervioso: el tejido que constituye el cerebro, la médula espinal y los nervios; consta de neuronas y células de la glía.
telofase: en la mitosis y en las dos divisiones de la meiosis, la etapa final en la que las fibras del huso desaparecen, se vuelve a formar una envoltura nuclear y, por lo general, se efectúa la citocinesis. En la mitosis y en la meiosis II, los cromosomas se relajan perdiendo su forma condensada.
telómero: nucleótidos en el extremo de un cromosoma que lo protegen del daño durante la condensación y evitan que se adhiera al extremo de otro cromosoma.
tendón: banda fibrosa de tejido conectivo que conecta un músculo a hueso.
tensión superficial: propiedad de un líquido por la cual resiste la penetración de objetos en su interfaz con el aire, en virtud de la cohesión entre las moléculas del líquido.
tentáculo: proyección alargada y extensible del cuerpo de los cnidarios y moluscos cefalópodos que puede servir para sujetar, picar e inmovilizar a la presa y para locomoción.
teoría: en ciencia, explicación general de fenómenos naturales que se basa en un gran número de observaciones susceptibles de repetición; es más general y confiable que una hipótesis.
teoría científica: explicación general de fenómenos naturales que se basa en un gran número de observaciones susceptibles de repetición; es más general y confiable que una hipótesis.
teoría de flujo-presión: modelo para el transporte de azúcares en el floema, por el cual el movimiento de azúcares al interior de un tubo criboso de floema hace que ingrese agua por ósmosis, mientras que la salida de azúcar por otra parte del mismo tubo criboso hace que salga agua por ósmosis; el gradiente de presión resultante causa el movimiento en volumen de agua y azúcares disueltos del extremo del tubo en el que se introduce azúcar al extremo del cual se saca azúcar.
teoría de la cohesión-tensión: modelo del transporte de agua en el xilema, según el cual el agua sube por los tubos del xilema impulsada por la fuerza de evaporación del agua en las hojas (que produce tensión) y se mantiene unida por efecto de los puentes de hidrógeno que se forman entre moléculas cercanas (cohesión).
terminaciones nerviosas libres: en ciertas neuronas receptoras, terminación finamente ramificada que responde al tacto y a la presión, al calor y al frío, o al dolor; produce sensaciones de comezón y cosquilleo.
terminal sináptica: engrosamiento en el extremo ramificado de un axón; punto en el que un axón forma una sinapsis.
termoacidófilo: arquea que prospera en ambientes calientes y ácidos.
termorreceptor: receptor sensorial que responde a cambios de temperatura.
territorialidad: defensa de una área que contiene recursos importantes.
testículo: gónada de los mamíferos machos.
testosterona: en los vertebrados, hormona producida por las células intersticiales de los testículos: estimula la espermatogénesis y el desarrollo de características sexuales masculinas secundarias.
tiempo meteorológico o atmosférico: fluctuaciones a corto plazo en la temperatura, la humedad, la nubosidad, el viento y la precipitación durante periodos de horas a días.
tiempo de duplicación: tiempo que tomaría a una población duplicar su tamaño a la frecuencia de crecimiento actual.
tilacoide: bolsa membranosa con forma de disco que se encuentra en los cloroplastos y cuyas membranas contienen los fotosistemas y las enzimas sintetizadoras de ATP que se usan en las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis.
timina: base nitrogenada que sólo está presente en el DNA; se abrevia *T*.
timo: órgano del sistema linfático situado en la parte superior del pecho, frente al corazón, y que secreta timosina, la cual estimula la maduración de los linfocitos.
timosina: hormona secretada por el timo que estimula la maduración de las células del sistema inmunitario.
tinción de Gram: tinción que incorporan selectivamente las paredes celulares de las bacterias de ciertos tipos (bacterias grampositivas) y que rechazan las paredes celulares de otras (bacterias gramnegativas); se usa para distinguir las bacterias de acuerdo con la composición de su pared celular.
tiroides: glándula endocrina situada en el cuello frente a la laringe; secreta las hormonas tiroxina (que afecta la tasa metabólica) y calcitonina (que regula la concentración de ion calcio en la sangre).
tiroxina: hormona secretada por la glándula tiroides que estimula y regula el metabolismo.
tonsila: placa de tejido linfático que consiste en tejido conectivo con muchos linfocitos: situada en la faringe.
tórax: segmento entre la cabeza y el abdomen en animales segmentados; es el segmento al cual están sujetas las estructuras de locomoción.
traducción: proceso por el cual la secuencia de bases del RNA mensajero se traduce en la secuencia de aminoácidos de una proteína.
transcripción: síntesis de una molécula de RNA a partir de una plantilla o molde de DNA.
transcriptasa inversa: enzima presente en los retrovirus que cataliza la síntesis de DNA a partir de un molde de RNA.
transductor: dispositivo que convierte señales de una forma a otra. Los receptores sensoriales son transductores que convierten estímulos ambientales, como calor, luz o vibración, en señales eléctricas (como potenciales de acción) que el sistema nervioso reconoce.
transformación: método para adquirir nuevos genes, en el que el DNA de una bacteria (generalmente liberado después de que ésta muere) se incorpora al DNA de otra bacteria viva.
transgénico: animal o planta que expresa DNA derivado de otra especie.
transición demográfica: cambio en la dinámica de la población en el que una población estable experimenta rápido crecimiento y luego regresa a su tamaño estable (aunque mucho más grande).
transpiración: evaporación de agua a través de los estomas de una hoja.
transporte activo: movimiento de materiales a través de una membrana mediante el uso de energía celular, normalmente en contra de un gradiente de concentración.
transporte pasivo: movimiento de materiales a través de una membrana por un gradiente de concentración, presión o carga eléctrica sin consumir energía celular.
tráquea: en las aves y los mamíferos, tubo duro pero flexible, sostenido por anillos cartilaginosos, que conduce el aire entre la laringe y los bronquios; en los insectos, tubo con complejas ramificaciones que lleva aire desde aberturas llamadas *espiráculos* cerca de cada célula del cuerpo.
traqueofita: planta que tiene vasos conductores; planta vascular.
traqueoide: célula de xilema alargada con extremos en forma de huso, la cual contiene poros en la pared celular; forma tubos que transportan agua.
tricomoniasis: enfermedad de transmisión sexual, causada por el protista *Trichomonas*, que provoca inflamación de las membranas mucosas que recubren el tracto urinario y los genitales.
trifosfato de adenosina (o adenosín trifosfato, ATP): molécula compuesta del azúcar ribosa, la base adenina y tres grupos fosfato; es el mayor portador de energía en las células. Los dos últimos grupos fosfato están unidos por enlaces de “alta energía”.
triglicérido: lípido compuesto por tres moléculas de ácido graso unidas a una sola molécula de glicerina.
trisomía 21: véase *síndrome de Down*.
trisomía X: condición de las mujeres que tienen tres cromosomas X en vez de dos, como es normal. Casi todas estas mujeres son fenotípicamente normales y fértiles.
trombina: enzima que se produce en la sangre como resultado de una lesión a un vaso sanguíneo: cataliza la producción de fibrina, una proteína que ayuda a formar coágulos de sangre.
trompa de Eustaquio: conducto que comunica el oído medio con la faringe; permite que se equilibre la presión entre el oído medio y la atmósfera.
tubo criboso: en el floema, una sola línea de elementos que transportan soluciones azucaradas.
tubo neural: estructura derivada del ectodermo durante el desarrollo embrionario temprano, la cual posteriormente se convierte en el cerebro y la médula espinal.
tubo uterino: también llamado oviducto, es el conducto que va del ovario al útero y por el que sale el ovocito secundario (óvulo).
túbulo: porción tubular de la neurona; incluye una porción proximal, el asa de Henle, y una porción distal. La orina se forma a partir del filtrado de la sangre al pasar por el túbulo.
túbulo distal: en las nefronas del riñón de los mamíferos, último segmento del túbulo renal por el que pasa el filtrado antes de vaciarse en el conducto colector; lugar de secreción y reabsorción selectivas durante el paso de agua e iones entre la sangre y el filtrado, a través de la membrana tubular.
túbulo proximal: en nefronas del riñón de los mamíferos, la porción del túbulo renal que está inmediatamente después de la cápsula de Bowman; recibe filtrado de la cápsula y es donde se inicia la secreción y reabsorción selectivas entre el filtrado y la sangre.
túbulo seminífero: en los testículos de los vertebrados, serie de tubos en los que se producen espermatozoides.
túbulo T: pliegue profundo de la membrana plasmática muscular; conduce el potencial de acción dentro de una célula.

tumor: masa que se forma en un tejido que, de otra forma, sería normal; se debe al crecimiento sin control de células.

tundra: bioma con condiciones climáticas rigurosas (frío y viento extremos y poca lluvia) que no permiten la supervivencia de árboles.

umbral: potencial eléctrico (menos negativo que el potencial de reposo) en el que se dispara un potencial de acción.

unicelular: formado por una sola célula; casi todos los miembros de los dominios Bacteria y Archaea, así como del reino Protista son unicelulares.

unidad motriz: neurona motriz individual y todas las fibras musculares en las que forma sinapsis.

uniformitarianismo: hipótesis de que la Tierra se desarrolló gradualmente a través de procesos naturales, similares a los que operan actualmente, y que se llevan a cabo a lo largo de mucho tiempo.

unión abierta (o en hendidura): tipo de unión entre células animales que tiene canales que comunican el citoplasma de las células adyacentes.

unión apretada: tipo de unión entre las células de animales que impide el paso de materiales a través de los espacios intercelulares.

unión neuromuscular: sinapsis que se forma entre una neurona motriz y una fibra muscular.

uracilo: base nitrogenada presente en el RNA; se abrevia *U*.

urea: producto de desecho de la descomposición de los aminoácidos; contiene nitrógeno, es soluble en agua y es uno de los principales componentes de la orina de los mamíferos.

uréter: conducto que lleva la orina de cada riñón a la vejiga.

uretra: conducto que va de la vejiga urinaria al exterior del cuerpo; en los machos, la uretra también recibe semen del conducto deferente y conduce tanto semen como orina (en ocasiones distintas) al extremo del pene.

útero: en mamíferos hembra, la parte del tracto reproductor que alberga al embrión durante el embarazo.

vacuna: inyección que contiene antígenos característicos de cierto organismo patógeno y que estimula una respuesta inmunitaria.

vacuola: vesícula que suele ser grande y consiste en una sola membrana que encierra un espacio lleno de fluido.

vacuola alimentaria: saco membranoso que se encuentra en el interior de una célula individual y contiene alimento. Se liberan enzimas digestivas en el interior de la vacuola, donde se lleva a cabo la digestión intracelular.

vacuola central: vacuola grande y llena de líquido que ocupa la mayor parte del volumen de muchas células vegetales; desempeña varias funciones, entre ellas la de mantener la presión de turgencia.

vacuola contráctil: vacuola llena de líquido de ciertos protistas que toma agua del citoplasma, se contrae y expele el agua hacia fuera de la célula a través de un poro de la membrana plasmática.

vagina: conducto que va del exterior del cuerpo de un mamífero hembra al cuello del útero.

válvula auriculoventricular: válvula cardiaca entre las aurículas y los ventrículos; impide el reflujo de sangre a las aurículas durante la contracción ventricular.

válvula semilunar: par de válvulas entre los ventrículos del corazón y la arteria pulmonar y la aorta; impide el reflujo de sangre hacia los ventrículos cuando se relajan.

válvula tricúspide: válvula que está entre el ventrículo derecho y la aurícula derecha del corazón.

variable: en un experimento científico, condición que se manipula deliberadamente para probar una hipótesis.

vascular: dícese de los tejidos que contienen vasos para transportar líquidos.

vasectomía: procedimiento quirúrgico en el que se cortan los conductos deferentes para impedir que los espermatozoides lleguen al pene durante la eyaculación y que el hombre sea fértil.

vaso: tubo de xilema compuesto por elementos de vaso apilados verticalmente y con paredes muy perforadas, o ausentes, en sus extremos para formar un cilindro hueco ininterrumpido.

vaso quilífero: capilar linfático individual que penetra cada vello del intestino delgado.

vaso sanguíneo: conducto por el que se transporta sangre a todas partes del cuerpo.

vástago: todas las partes de una planta vascular excepto la raíz; normalmente está sobre el suelo y consta de tallo, hojas, yemas y (en temporadas) flores y frutos; entre sus funciones están la fotosíntesis, el transporte de materiales, la reproducción y la síntesis de hormonas.

vector: portador que introduce genes ajenos en las células.

vejiga urinaria: órgano muscular hueco en el que se almacena la orina.

vellosidad: proyección delgada de la pared del intestino delgado que incrementa el área de absorción.

vellosidades coriónicas: en los embriones de mamífero, prolongaciones del corion, con apariencia de dedos, que penetran en el revestimiento uterino y constituyen la porción embrionaria de la placenta.

vena: en los vertebrados, vaso de diámetro grande y pared delgada que lleva sangre de las vénulas al corazón; en las plantas vasculares, haz vascular o cadena de xilema y floema en las hojas.

vena renal: la vena que lleva sangre depurada después de pasar por el riñón.

ventana oval: entrada del oído interno, cubierta por una membrana.

ventral: el lado inferior de un animal cuya cabeza está orientada hacia delante.

ventrículo: cámara muscular inferior de cada lado del corazón, que bombea sangre hacia fuera por las arterias. El ventrículo derecho envía sangre a los pulmones; el ventrículo izquierdo bombea sangre al resto del cuerpo.

vénula: vaso angosto con paredes delgadas que lleva sangre de los capilares a las venas.

verrugas genitales: enfermedad de transmisión sexual cuya causa es un virus; forma excrecencias o protuberancias sobre los genitales externos, adentro o alrededor de la vagina o ano, o en el cuello del útero en las mujeres y en el pene, el escroto, la ingle o los muslos en los varones.

vertebrado: animal que posee una columna vertebral.

vesícula: pequeña bolsa delimitada por membrana dentro del citoplasma.

vesícula biliar: saco pequeño, próximo al hígado, en el que se guarda y se concentra la bilis que secreta el hígado. La bilis se vierte de la vesícula biliar al intestino delgado a través del conducto biliar.

vesícula seminal: en mamíferos macho, glándula que produce un fluido alcalino que contiene fructosa y forma parte del semen.

vía C_4: serie de reacciones de ciertas plantas mediante la cual se fija dióxido de carbono en ácido oxalacético, el cual se degrada posteriormente para utilizarlo en el ciclo C_3 de la fotosíntesis.

viroide: partícula de RNA que puede infectar a una célula y dirigir la producción de más viroides; causa ciertas enfermedades de las plantas.

virus: partícula parásita acelular que consiste en un recubrimiento proteico que rodea a una cadena de material genético; sólo se multiplica dentro de las células de un organismo vivo (el huésped).

virus de la inmunodeficiencia humana (VIH): retrovirus patógeno que produce el síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA) al atacar y destruir las células T del sistema inmunitario.

visión binocular: capacidad para ver los objetos simultáneamente con los dos ojos, lo que brinda mayor profundidad de percepción y un juicio más exacto del tamaño de un objeto y su distancia con respecto a los ojos.

vitaminas: diversas sustancias que deben estar presentes en muy pequeñas cantidades en la dieta para mantener la salud; el cuerpo las usa junto con las enzimas en diversas reacciones metabólicas.

xilema: tejido conductor de las plantas vasculares que transporta agua y minerales de la raíz al vástago.

xilema primario: xilema de tallos jóvenes producidos a partir de un meristemo apical.

xilema secundario: xilema producido a partir de células que surgen en la parte interior del cambium vascular.

yema: en los animales, copia pequeña de un adulto que se desarrolla en el cuerpo del progenitor y finalmente se desprende y vive de forma independiente; en las plantas, brote embrionario que normalmente es muy corto y se compone de un meristemo apical con varios primordios foliares.

yema de huevo: sustancia rica en proteínas o en lípidos contenidas en el huevo y que provee alimento para el embrión en desarrollo.

yema lateral: grupo de células meristemáticas en el nudo de un tallo; en condiciones apropiadas, crece para formar una rama.

yema terminal: tejido meristemático y primordio foliar circundante situados en la punta del vástago de la planta.

zarcillo: delgado apéndice de un tallo que se enrosca en objetos externos y brinda sostén al tallo; generalmente es una hoja o rama modificada.

zona afótica: región del océano por debajo de los 200 m, donde no penetra la luz solar.

zona costera cercana: región de aguas costeras que son relativamente poco profundas, aunque siempre está sumergida; incluye bahías y pantanos costeros y puede dar sustento a plantas o algas marinas grandes.

zona de intermareas (o intermareal): zona de la costa oceánica que alternadamente queda expuesta y cubierta por las mareas.

zona fótica: región del océano donde la luz tiene la intensidad suficiente para que se efectúe la fotosíntesis.

zona limnética: zona de un lago en la que penetra suficiente luz para que se lleve a cabo la fotosíntesis.

zona litoral: zona lacustre, cercana a la orilla, en la que el agua es poco profunda y las plantas encuentran luz abundante, anclaje y suficientes nutrimentos.

zona pelúcida: capa transparente, no celular, entre la corona radiada y el óvulo.

zona profunda: zona de un lago donde la luz es insuficiente para sustentar fotosíntesis.

zooflagelado: protista no fotosintético que se desplaza mediante flagelos.

zooplancton: protistas no fotosintéticos que abundan en entornos marinos y de agua dulce

zoospora: célula reproductora no sexual que nada por medio de flagelos; presente en los miembros de la división Oomycota de los protistas

Respuestas a las preguntas de pies de figura

CAPÍTULO 1

Figura 1-1
Algunos ejemplos: Se pueden contestar a nivel celular pero no al nivel tisular: ¿Cómo se transmiten las señales en una neurona? ¿Cómo se desplazan los glóbulos blancos hacia el sitio de una herida? ¿Cómo se mueven los cromosomas durante la división celular? ¿Cómo se adhieren las bacterias a la superficie? Se pueden contestar a nivel tisular pero no a nivel celular: ¿Qué parte del cerebro controla el habla? ¿Cómo ayudan los riñones a mantener el equilibrio de agua en el cuerpo? ¿Cuáles son las funciones de la piel? ¿Cómo sube el agua de la raíz a las hojas de una planta?
Figura 1-5
Las sustancias químicas antibacterianas producidas por los hongos probablemente evolucionaron porque mejoraron la capacidad del hongo para competir con las bacterias para tener acceso a los recursos, como el alimento y el espacio (al excluir a las bacterias de las áreas donde están presentes los hongos).
Figura 1-9
Sudar también reduce el contenido de agua del cuerpo así como de la cantidad de sales disueltas y otros iones. Al enfriar el cuerpo, para restaurar la temperatura, la homeostasis puede presentar efectos secundarios que desequilibran los niveles óptimos de agua y disuelven las concentraciones salinas. Estos desequilibrios, a la vez, estimulan los mecanismos para restaurar la homeostasis en esas características.
Figura E1-1
El experimento de Redi demostró que las larvas eran causadas por algo que había sido excluido por la cubierta de gasa, aunque existía la posibilidad de que algún agente ajeno a las moscas hubiera producido las larvas. Un experimento efectivo de seguimiento podría incluir una serie de sistemas cerrados que contengan carne y que sean idénticos en todos los aspectos, excepto por un solo elemento causal posible. Quizá a un frasco se le agregarían moscas, a otro frasco cucarachas, a otro polvo u hollín, y así sucesivamente. Y, por supuesto, al sistema de control no se le agregaría nada.

CAPÍTULO 2

Figura 2-2
Los átomos con capas exteriores sin llenar son reactivos, con una fuerte tendencia a formar enlaces con otros átomos, por lo que son adecuados para participar en las innumerables reacciones químicas del metabolismo y en la formación de moléculas complejas de las cuales está constituida la materia viviente. Las moléculas que más prevalecen en la vida son notables por su tendencia a participar en los enlaces covalentes.
Figura 2-6
El núcleo del oxígeno tiene ocho protones, mientras que el del hidrógeno sólo tiene un protón, de manera que la carga positiva del núcleo del oxígeno es mucho más fuerte que la del núcleo del hidrógeno.
Figura 2-9
Los radicales libres tienen átomos (a menudo de oxígeno) con uno o más electrones no apareados en sus capas externas, lo que los hace muy inestables y proclives a capturar electrones de las moléculas cercanas para completar sus capas externas. Esto puede conducir a cambios en las moléculas biológicas, incluido el DNA, que es fundamental para el funcionamiento celular adecuado.

CAPÍTULO 3

Figura 3-9
La principal desventaja del uso tan difundido de los plásticos es su resistencia a la degradación natural, además de los problemas consecuentes que generan por la persistencia a largo plazo de los desechos del material plástico en el ambiente. Los microbios descomponedores digieren fácilmente el almidón, así que los plásticos con base de almidón tendrían bastante potencial para ser biodegradables, mucho más que los plásticos con base en moléculas resistentes a los microbios como la celulosa. El principal desafío en el diseño de los plásticos basados en almidón es que sean suficientemente fuertes y duraderos.
Figura 3-16
Como los lípidos, los esteroides son solubles en la membrana celular a base de lípidos y pueden cruzarla (al igual que la membrana nuclear) y actuar dentro de la célula. Otros tipos de hormonas (en su mayoría péptidos) no son solubles en lípidos y, por consiguiente, no pueden cruzar fácilmente la membrana celular.
Figura 3-21
La energía calorífica puede romper los enlaces químicos, y los puentes de hidrógeno que forman la estructura proteínica secundaria (y de nivel más alto) son especialmente susceptibles al calor. Debido a que la capacidad funcional de una proteína generalmente depende de su forma, al romper los puentes de hidrógeno que controlan su configuración se desorganiza su función.

CAPÍTULO 4

Figura 4-4
De las cuatro estructuras listadas, solamente el ribosoma se encuentra en todas las ramas principales de la vida (por ejemplo, en las bacterias, arqueas y todas las células eucarióticas). Así, los ribosomas pudieron estar presentes en los ancestros comunes de todas las células vivas, y los núcleos, mitocondrias y cloroplastos pudieron haber surgido después.
Figura 4-10
Los procesos clave como la duplicación del DNA y la transcripción requieren que las moléculas enzimáticas tengan acceso a la cadena de DNA. La condensación del material genético restringe ese acceso porque deja poco espacio alrededor de las cadenas individuales.

CAPÍTULO 5

Figura 5-7
En la difusión simple (lado izquierdo de la figura) aumenta la tasa de difusión inicial al incrementarse el gradiente de la difusión inicial. En la difusión facilitada (derecha), la tasa de difusión inicial también aumenta con el gradiente de concentración inicial, pero a la larga alcanza un límite superior cuando se saturan las proteínas portadoras.

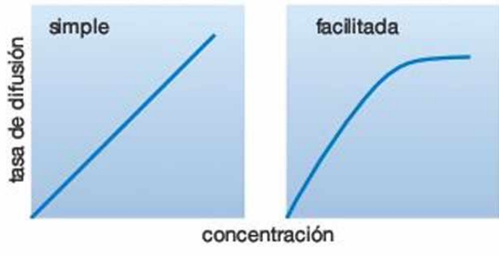


Figura 5-10
Los peces de agua dulce deben tener (y de hecho tienen) mecanismos fisiológicos que constantemente exportan agua al ambiente para compensar el agua que fluye hacia sus organismos por ósmosis.
Figura 5-11
La pared celular rígida de las células vegetales contrarresta la presión ejercida por el agua que entra por ósmosis. (El agua continuará entrando a la célula sólo hasta que se equilibre la presión osmótica por medio de la presión mecánica de la pared celular elástica). Las células animales carecen de una pared celular, y cuando se les coloca en una solución altamente hipotónica absorben agua por ósmosis hasta que revienta la membrana celular.
Figura 5-16
La exocitosis usa la energía celular, mientras que la difusión es pasiva. Además, mientras que los materiales se mueven a través de una membrana durante la difusión hacia fuera de la célula, en la exocitosis los materiales son expelidos sin que pasen directamente a través de la membrana plasmática. La exocitosis permite eliminar de la célula los materiales que son demasiado grandes como para pasar a través de las membranas.

CAPÍTULO 6

Figura 6-6
Otras posibilidades incluyen la energía mecánica (por ejemplo, sacudirse), la electricidad y la radiación.
Figura 6-8
La conversión rompe un enlace de fosfato de "alta energía", y la energía almacenada en ese enlace puede transferirse a una molécula implicada en la reacción.
Figura 6-14
No. Un catalizador disminuye la energía de activación de una reacción, pero no la elimina. La energía de reacción debe ser superada para que proceda la reacción.
Figura 6-15
Lo mejor sería aumentar la concentración de la enzima, porque la velocidad de reacción a menudo está limitada por el número de moléculas de enzimas disponibles. Otras cosas que podrían resultar útiles incluyen aumentar la temperatura de la reacción (pero no tanto como desnaturalizar la enzima) y ajustar el pH al nivel en que la actividad de la enzima sea máxima (aunque esta última modificación requeriría un conocimiento específico acerca de la enzima).

CAPÍTULO 7

Figura 7-7
Casi todo el ATP y el NADPH producidos en el cloroplasto se usan para la producción de azúcar en el ciclo Calvin-Benson. Las mitocondrias se necesitan para extraer la energía almacenada en las moléculas de azúcar.
Figura 7-8
Los iones H cruzan la membrana a través del canal H^+ acoplado a una enzima que sintetiza ATP.
Figura 7-12
El ciclo C_4 es menos eficiente que el ciclo C_3; el C_4 usa un ATP extra por molécula de CO_2 (para regenerar PEP). Así, cuando abunda el CO_2 y la fotorrespiración no es un problema, las plantas C_3 producen azúcar con bajo costo de energía y compiten con las plantas C_4.

CAPÍTULO 8

Figura 8-3
En los ambientes ricos en oxígeno, ambos tipos de bacterias pueden sobrevivir, pero las bacterias aeróbicas prevalecen porque su respiración celular es mucho más eficiente (produce más ATP por molécula de glucosa) que la glucólisis. Sin embargo, en los ambientes pobres en oxígeno, las bacterias aeróbicas están limitadas por la escasez de este gas, mientras que las anaeróbicas prevalecen a pesar de su ineficiencia.
Figura 8-8
En ausencia de oxígeno, cesa la producción de ATP. El oxígeno es el receptor final en la cadena transportadora de electrones y, si no está presente, los electrones no pueden desplazarse a lo largo de la cadena (se "amontonan" en la cadena) y se detiene la producción de ATP por la quimiósmosis.

CAPÍTULO 9

Figura 9-5
Se requiere más energía para romper un par de bases C-G, porque se mantienen juntas por tres puentes de hidrógeno, en comparación con los dos puentes de hidrógeno que enlazan A con T.
Figura 9-7
La DNA polimerasa siempre se mueve en la dirección 3′ a 5′ en una cadena parental. Como las dos cadenas de una doble hélice de DNA están orientadas en direcciones opuestas, la dirección 5′ en una cadena conduce hacia la horquilla de duplicación y la dirección 5′ de la otra cadena se aleja de la horquilla. Por lo tanto, la DNA polimerasa debe moverse en direcciones opuestas en las dos cadenas.

CAPÍTULO 10

Figura 10-1
El mutante crecería en un medio simple si se agregara ornitina, citrulina o arginina.
Figura 10-4
La RNA polimerasa siempre viaja en la dirección 3′ a 5′. Puesto que las dos cadenas de DNA se desplazan en direcciones opuestas, si la otra cadena de DNA fuera la cadena molde, entonces la RNA polimerasa debe desplazarse en dirección opuesta (es decir, de derecha a izquierda en esta ilustración).
Figura 10-8
Agrupado en codones, la secuencia original del RNAm es CGA AUC UAG UAA. Al cambiar todas las G a U se produce la secuencia CUA AUC UAU UAA. Los dos cambios están en el primer codón (CGA a CUA) y el tercero (UAG a UAU). Consulta el código genético que se ilustra en la tabla 10-3. Primero, CGA codifica la arginina, mientras que CUA codifica la leucina, de manera que el primer cambio G → U sustituye la leucina por arginina en la proteína. Segundo, UAG es un codón de terminación, pero UAU codifica la tirosina. Por consiguiente, el segundo cambio G → U agregaría tirosina a la proteína en vez de detener la traducción. El codón final en la ilustración, UAA, es un codón de terminación, así que la nueva proteína terminaría con tirosina.

CAPÍTULO 11

Figura 11-10
Si las cromátidas hermanas de un cromosoma duplicado no logran separarse, entonces una célula hija no recibe ninguna copia de ese cromosoma, mientras que la otra célula hija recibe ambas copias.
Figura 11-21
Si un par de homólogos no se separa en la anafase I, una de las células hijas resultantes (y los gametos producidos de ella) tendría ambos homólogos y la otra célula hija (y los gametos producidos de ella) no tendría ninguna copia de ese homólogo.
Figura 11-32
Mitosis. (En los animales la meiosis ocurre sólo como parte de la reproducción sexual)
Figura 11-42
No, una célula haploide (gametos y sus precursores) no funcionaría, porque las células haploides de los vertebrados sólo contienen la mitad de la cantidad normal de cromosomas.

CAPÍTULO 12

Figura 12-14
Usa el cuadro de Punnett para determinar si el genotipo de una planta que tiene semillas amarillas lisas puede revelarse por una cruza de prueba con una planta que tiene semillas verdes rugosas. Una planta con semillas verdes rugosas tiene el genotipo *ssyy*. Una planta con semillas amarillas lisas puede ser *SSYY, SsYY, SSYy* o Ss*Yy*. Prepara cuatro cuadros de Punnett para ver si el genotipo de la planta con semillas amarillas y lisas puede revelarse mediante una cruza de prueba.

CAPÍTULO 13

Figura 13-3
Los iniciadores (primer) dirigen la DNA polimerasa para que comience la síntesis del nuevo DNA en un sitio específico de la doble hélice. Por consiguiente, son esenciales para producir múltiples copias de segmentos específicos de DNA (genes), en vez de copiar secciones grandes de DNA no deseado.
Figura 13-7
Como sucede con otros genes, cada persona normalmente tiene dos copias de cada gen STR, uno en cada par de cromosomas homólogos. Un individuo puede ser homocigoto (con dos copias del mismo alelo) o heterocigoto (con una copia de cada uno de dos alelos) por cada STR. Las bandas sobre el gel representan a los alelos individuales de un gen STR. Por lo tanto, un solo individuo puede tener una banda (si es homocigoto) o dos bandas (si es heterocigoto). Si un individuo es homocigoto para un alelo STR, entonces tiene dos copias del mismo alelo. El DNA de ambos alelos (idénticos) correrán en el mismo lugar sobre el gel y, por lo tanto, esa banda (sola) tendrá el doble de DNA que cada una de las dos bandas de DNA del heterocigoto. Cuanto más DNA haya, más brillante será la banda .
Figura 13-8
Los campos con frecuencia son arados o escarificados (cuando la tierra se escarba por medio de cuchillas rotatorias) para desraizarla y eliminarle la maleza. Entonces la capa superior o mantillo del terreno queda susceptible para que se la lleve el viento o las lluvias intensas. En principio, los sembradíos resistentes a los herbicidas pueden plantarse directamente en los campos sin tener que arar el terreno. La maleza podría controlarse sin tener que arar ni escarificar los campos, por medio de herbicidas que la aniquilen sin dañar la cosecha. Si se deja el suelo tal como está, con una capa superior de plantas más o menos continua (la maleza primero y luego el sembradío), se erosionará con menos rapidez.

CAPÍTULO 14

Figura 14-6
No. La evolución puede incluir cambios en los rasgos que no se revelan en la morfología externa, como los sistemas fisiológicos y rutas metabólicas. Con mayor generalidad, la evolución en el sentido de los cambios en la poza génica de una especie es inevitable en todos los linajes; la evolución genética no necesariamente se refleja en el cambio morfológico.
Figura 14-18
Las posibilidades incluyen el cóccix (hueso caudal) —homólogo de los huesos caudales de un gato (o cualquier tetrápodo); "carne de gallina" —homólogo de pelos eréctiles del chimpancé (o cualquier mamífero; sirve para exhibir agresividad y aislamiento); apéndice —homólogo del intestino ciego de un conejo (y otros mamíferos herbívoros; extensiones del intestino grueso empleadas para almacenamiento); muelas de juicio —homólogos de molares posteriores trituradores de simios (u otros mamíferos) que comen hojas; músculos accionadores de las orejas (músculos alrededor de las orejas que algunas personas utilizan para moverlas) —homólogo con los músculos de un perro (y otros mamíferos) que mueven las orejas para orientarlas hacia algún ruido.
Figura 14-9
Análogas. Las plumas de la cola del pavo real y la cola de un perro se emplean para comunicación, así que tienen una función común, pero estructura muy diferente.

CAPÍTULO 15

Figura 15-3
Si el antibiótico induce de forma consistente las mutaciones para la resistencia antibiótica, se puede predecir el mismo patrón de colonias en las cajas de Petri que contienen estreptomicina que en las originales.
Figura 15-5
En el caso de dos alelos, uno dominante y el otro recesivo, hay dos fenotipos posibles. Un apareamiento entre un heterocigoto y un homocigoto-recesivo genera crías con una proporción de 50:50 de los dos fenotipos.

	B	*b*
b	*Bb* (negro)	*bb* (café)
B	*Bb* (negro)	*bb* (café)

Figura 15-6
El alelo *A* debe comportarse aproximadamente como lo hace en la población de tamaño 4, y su frecuencia deriva a la fijación o la pérdida en casi todos los casos. Sin embargo, como la población es un tanto grande, el alelo, en promedio, debe tardar más tiempo (mayor número de generaciones) para alcanzar la fijación o la pérdida. Cuanto más largo sea el periodo de la deriva, debe permitir también más inversiones de dirección (por ejemplo, deriva hacia abajo de la frecuencia, luego hacia arriba, luego otra vez hacia abajo, etcétera) que en la población tamaño 4.
Figura 15-7
Las mutaciones agregan, de manera inevitable y continua, variabilidad a una población y después de que ésta se vuelve más grande, se reduce la neutralización y los efectos de reducción en la diversidad de la deriva. El resultado neto es un aumento en la diversidad genética.
Figura 15-11
Mayor en los machos. El éxito reproductor de una hembra está limitado por su tamaño máximo de camada, pero el éxito reproductor potencial del macho está limitado sólo por el número de hembras disponibles. Cuando los machos pelean para poder cubrir a las hembras, como sucede con el carnero cimarrón de cuernos grandes, los machos vencedores pueden preñar a muchas de ellas, mientras que los perdedores no podrán fecundar a ninguna hembra. Así, la diferencia entre los machos con mayor éxito y los de menor éxito es muy considerable. En contraste, aun la hembra con mayor éxito puede producir sólo una camada en cada temporada de apareamiento, lo cual no representa mucho más en comparación con la hembra que no se reproduce.
Figura 15-13
Siempre hay un límite en la selección direccional. A medida que un rasgo se vuelve más extremo, a la larga el costo de aumentarlo sobrepasa por mucho los beneficios (por ejemplo, el costo de obtener alimento extra puede sobrepasar el beneficio de un tamaño más grande).

CAPÍTULO 16

Figura 16-9
Las posibilidades incluyen la deriva continental, los cambios climáticos (especialmente el avance de los glaciales) que causan la fragmentación de los hábitat, la formación de islas como resultado de la actividad volcánica o la elevación del nivel del mar, desplazamientos de organismos hacia las islas existentes (incluidas las "islas" de hábitat aislados como los lagos, cumbres montañosas, chimeneas de los mares profundos), formación de barreras para el desplazamiento (por ejemplo, cordilleras, desiertos, ríos). Estos procesos son muy comunes y diseminados, y representan una multitud de eventos de evolución de las especies a través de la historia de la vida.
Figura 16-10
La pregunta clave es si las dos poblaciones (de los manzanos y los espinos) se cruzan. Las pruebas podrían incluir la observación cuidadosa de las moscas en condiciones naturales, experimentos de laboratorio en los cuales a las moscas cautivas de los dos tipos se les dan oportunidades para cruzarse, o las comparaciones genéticas para determinar el grado de flujo de genes entre los dos tipos de moscas.
Figura 16-12
Presumiblemente simpátrico. Las especies en el lago Malawi se encuentran solamente en ese lugar y todas están más íntimamente relacionadas entre ellas que con cualquier otra especie fuera del lago. Este patrón sugiere que todas las especies surgieron de un solo ancestro común que estaba presente en el lago, y que todos los eventos de la evolución que condujeron a la diversidad actual de las especies tuvo lugar en una sola ubicación geográfica: el lago Malawi.
Figura 16-14
La selección natural no puede mirar hacia delante y asegurar que los únicos rasgos que evolucionan son aquellos que garantizan la supervivencia de las especies como un todo. En vez de ello, la selección natural asegura sólo la preservación de los rasgos que ayudan a los individuos a sobrevivir y reproducirse con más éxito que los individuos que carecen del rasgo. Así que, si en una especie en particular sobreviven los individuos altamente especializados y se reproducen mejor que los individuos menos especializados, el fenotipo especializado llega a predominar incluso si pone en riesgo de extinción a la especie.

CAPÍTULO 17

Figura 17-2
La presencia de oxígeno evitaría la acumulación de compuestos orgánicos al oxidar rápidamente a éstos o a sus precursores. Todos los exitosos experimentos de síntesis abióticos emplearon "atmósferas" libres de oxígeno.
Figura 17-4
La secuencia bacteriana sería muy parecida a la de la mitocondria vegetal, porque (como descendiente del ancestro inmediato de la mitocondria) la bacteria comparte con la mitocondria un ancestro común más reciente que con el cloroplasto o el núcleo.
Figura 17-7
Es más probable debido a la competencia con las plantas que poseen semillas, que no habían surgido aún durante el periodo en que los helechos y licopodios alcanzaron gran tamaño. Después de que surgieron las plantas con semillas, la competencia entre ellas a la larga eliminó otros tipos de plantas de muchos nichos ecológicos, tal vez incluidos los nichos que favorecían la evolución a un gran tamaño.
Figura 17-8
No. El pez saltarín del fango demuestra simplemente la admisibilidad de un paso intermedio hipotético en el escenario propuesto para el origen de los tetrápodos que viven en tierra firme. Pero la existencia de un ejemplo moderno similar en forma al intermediario hipotético no da información acerca de la identidad real de esa forma intermediaria.
Figura 17-10
En promedio, la tasa en la cual surgen las nuevas especies ha sido mayor que la tasa a la cual se han extinguido las especies.
Figura 17-18
La hipótesis del remplazo africano. Estos fósiles son los más antiguos del humano moderno que se hayan encontrado hasta ahora, y su presencia en África sugiere que los humanos modernos vivían en ese continente antes que en cualquier otro lado, lo cual, si es cierto, significaría que se originaron en África.
Figura E17-1
Una antigüedad de 356.5 millones de años. (Una proporción de 3:1 significa que quedan 3/4 del uranio 235 original, de manera que ha transcurrido la mitad de su vida media).

CAPÍTULO 18

Figura E18-3
Un grupo monofilético incluye todos los descendientes de un ancestro común. Los hongos y los animales son monofiléticos; los protistas, los grandes simios, las plantas sin semilla y los procariotas no lo son. (Los descendientes de los ancestros comunes más recientes de los protistas incluyen a todos los demás eucariotas; los descendientes del ancestro común más reciente de los grandes simios incluyen a los humanos; los descendientes del ancestro común más reciente de los procariotas incluyen a los eucariotas; y los descendientes del ancestro común más reciente de las plantas sin semillas incluyen a las plantas con semillas).

CAPÍTULO 19

Figura 19-4
Las estructuras protectoras como las endosporas tienen más probabilidad de evolucionar en ambientes en los cuales la protección es especialmente ventajosa. En comparación con otros ambientes habitados por bacterias, los suelos son especialmente vulnerables a la sequía, lo cual resulta fatal para las bacterias sin protección. Las bacterias que logran resistir largos periodos de sequía obtienen una ventaja evolutiva.
Figura 19-5
Las enzimas de las bacterias que viven en ambientes calientes son activas a altas temperaturas (las cuales generalmente desnaturalizan a las enzimas en los organismos de ambientes más templados). Esta capacidad para funcionar a temperaturas elevadas es de utilidad en las reacciones de laboratorio (como la PCR, *reacción de cadena polimerasa*), que utilizan altas temperaturas.
Figura 19-7
La fisión binaria elimina la necesidad de encontrar pareja, y es útil en ambientes relativamente constantes porque un individuo bien adaptado pasa todos sus genes y todos sus rasgos a las crías.
Figura 19-9
Aumentaría la concentración de gas nitrógeno, porque terminaría el proceso principal para eliminar el nitrógeno atmosférico, mientras que continuarían los procesos que agregan gas nitrógeno a la atmósfera.
Figura 19-12
Los virus carecen de ribosomas y del resto de la "maquinaria" requerida para manufacturar proteínas.
Figura 19-13
Los virus se replican al integrar su material genético en el genoma de la célula huésped. Así, los biotecnólogos pueden insertar material ge-

nético extraño dentro del virus, y éste tenderá de forma natural a transferir los genes extraños a las células que infectan.

CAPÍTULO 20

Figura 20-2
El acto sexual es el proceso que combina el material genético de dos individuos. En las plantas y los animales, esto ocurre sólo durante la reproducción. Pero en muchos protistas (y procariotas), el intercambio de genes ocurre independientemente de la reproducción, la cual con frecuencia es asexual.
Figura 20-7
Evolución convergente. Los mohos acuáticos y los hongos viven en ambientes similares y adquieren los nutrimentos en formas parecidas. Estas similitudes ecológicas han auspiciado la evolución de estructuras superficialmente parecidas, aunque las dos categorías taxonómicas sólo están lejanamente emparentadas.

CAPÍTULO 21

Figura 21-1
Su forma filamentosa ayuda al cuerpo del hongo a penetrar y extenderse dentro de las fuentes de alimento; su forma también maximiza la proporción entre el área superficial y el volumen interior (lo cual maximiza el área disponible para absorber los nutrimentos). La extrema delgadez de los filamentos asegura que ninguna célula quede muy lejos de la superficie de la cual se absorben los nutrimentos.
Figura 21-8
No. La fuente común de las dos hifas significa que ambas heredarán el mismo tipo de apareamiento. Las hifas deben ser de diferentes tipos de apareamiento para que se puedan reproducir sexualmente.
Figura 21-9
Haploides (aunque podría haber algunas células diploides en los basidios ocultas en las membranas de estos hongos haploides).
Figura 21-17
En la naturaleza las bacterias compiten con los hongos para tener acceso al alimento y al espacio dónde vivir. Las sustancias antibióticas producidas por los hongos sirven como una defensa contra la competencia por parte de las bacterias.

CAPÍTULO 22

Figura 22-3
Las briofitas carecen de lignina (la cual brinda rigidez y sostén) y de vasos conductores (los cuales transportan los materiales a partes distantes del cuerpo). Parece que se requieren vasos y tallos rígidos para lograr una altura más allá de la mínima.
Figura 22-5
Todas las estructuras mostradas son esporofitos. En los helechos, colas de caballo y licopodios, el gametofito es pequeño y poco notorio.
Figura 22-7
Las adaptaciones más comunes son conchas protectoras duras y la incorporación de sustancias químicas tóxicas y/o de sabor desagradable.
Figura 22-10
Polinización

Tipo	**Ventajas**	**Desventajas**
Viento	No depende de la presencia de animales; no se requiere de néctar ni flores llamativas; el polen se dispersa a grandes distancias.	Se requiere mayor cantidad de polen porque la mayor parte no llega al óvulo; mayor probabilidad de fracaso para fertilizar.
Animal	Cada grano de polen tiene más oportunidades de llegar a un óvulo adecuado.	Depende de la presencia de animales; debe ofrecerse néctar y flores llamativas.

Ambos tipos de polinización persisten en las angiospermas por el balance de costo-beneficio y, por lo tanto, el sistema de polinización más adaptable, difiere dependiendo de las circunstancias ecológicas de una especie.

CAPÍTULO 23

Figura 23-4
Las esponjas son "primitivas" sólo en el sentido de que su linaje surgió temprano en la historia evolutiva de los animales, y su plan corporal es simple de manera comparativa. No obstante, las esponjas se han adaptado con bastante éxito a los hábitat marinos.
Figura 23-6
a) pólipo, *b*) medusa, *c*) pólipo, *d*) medusa
Figura 23-10
Las tenias carecen de intestinos y absorben los nutrimentos a través de la superficie corporal. Su forma de listón maximiza su área superficial para realizar la absorción y permite que el cuerpo se extienda a través del mayor espacio posible del cuerpo del huésped (para estar en contacto con la mayor cantidad posible de nutrimentos).
Figura 23-11
Dos aperturas permiten el viaje del alimento en un sentido a través del intestino. El movimiento en un solo sentido permite una digestión más eficiente que si fuera en dos sentidos; los desechos de la digestión por la cual se extrajeron todos los nutrimentos, pueden excretarse rápidamente sin necesidad de regresarlos a lo largo del intestino, y así el alimento puede procesarse con más rapidez.
Figura 23-12
El agua se desplaza con facilidad a través de la epidermis húmeda de una sanguijuela. Cuando una concentración elevada de sal se disuelve en la humedad del exterior del cuerpo de la sanguijuela, el agua se mueve rápidamente hacia fuera del cuerpo por ósmosis, lo que causa la deshidratación y la muerte del animal.

CAPÍTULO 24

Figura 24-6
El cuerpo de un pez de agua dulce se sumerge en una solución hipotónica, de manera que el agua tiende a entrar en el cuerpo de forma continua por ósmosis. El reto fisiológico es eliminar todo el exceso de agua. En un pez de agua salada, el reto es en sentido opuesto. La solución que le rodea es hipertónica, así que el agua tiende a abandonar el cuerpo. El reto fisiológico es conservar el agua en cantidad suficiente.
Figura 24-8
Una ventaja es que los adultos y jóvenes ocupan hábitat diferentes y, por lo tanto, no compiten entre ellos por los recursos (se amplía el nicho ocupado por un individuo durante toda su vida).
Figura 24-11
El vuelo es un rasgo muy costoso (consume bastante energía y requiere de muchas estructuras especializadas). En circunstancias en que los beneficios del vuelo son pocos, como en los hábitat sin depredadores o en especies cuyo tamaño es muy grande, la selección natural favorece a los individuos que renuncian a invertir energía en el vuelo, y entonces surge la incapacidad para volar.

CAPÍTULO 25

Figura 25-2
La tasa de mortalidad necesitaría igualar al número de nuevas bacterias producidas; es decir, una cantidad de bacterias igual al tamaño de la población antes de duplicarse tendría que morir con cada duplicación.
Figura 25-4
Muchas variables interactúan en formas complejas para producir verdaderos ciclos poblacionales. El clima, por ejemplo, afecta el abastecimiento de alimento de los lemmings y, por lo tanto, su capacidad para sobrevivir y reproducirse. La depredación de estos animales se ve influida tanto por el número de depredadores como por la disponibilidad de otras presas, lo cual a la vez se ve influido por las múltiples variables ambientales.
Figura 25-12
La emigración disminuye la presión de la población en una región superpoblada, al diseminar a los animales hacia nuevos hábitat que puedan tener más recursos. La emigración humana dentro de los países y hacia el exterior a menudo es impulsada por el deseo o necesidad de contar con más recursos, aunque los factores sociales, como las guerras y la persecución racial o religiosa, también fomentan la emigración humana. (Éste es un asunto subjetivo que puede conducir a discusiones acerca del grado en el que la sobrepoblación impulsa a la emigración humana.)
Figura 25-15
Son posibles muchos escenarios basados en diferentes suposiciones acerca de los adelantos tecnológicos, cambios en las tasas de natalidad y mortalidad, y la resistencia de los ecosistemas que nos sustentan. (Éste es un asunto subjetivo).
Figura 25-19
En la retroalimentación positiva, un cambio crea una situación que lo amplifica. Cuando la fertilidad excede la RLF (fertilidad en el nivel de reposición), hay más hijos que padres. A medida que los hijos adquieren madurez, y llegan a ser padres, esta generación más numerosa produce más hijos, y así sucesivamente.
Figura 25-20
Las altas tasas de nacimientos de los países en desarrollo se sostienen por las expectativas culturales, la falta de educación en materia de salud y la falta de acceso a métodos anticonceptivos. En los países desarrollados se fomentan las bajas tasas de natalidad por el fácil acceso a los métodos anticonceptivos, el alto costo relativo de criar a los hijos y las múltiples oportunidades que tienen las mujeres de ejercer una profesión.

(Los estudiantes deben ser capaces de ampliar o agregar más ejemplos a estos factores).

Figura 25-21
El crecimiento demográfico en Estados Unidos está en la rápida fase de crecimiento "exponencial" de la curva S. La estabilización requerirá de alguna combinación para reducir las tasas migratorias y de natalidad. Un aumento en las tasas de defunciones es menos probable, aunque no puede desestimarse totalmente en un escenario futuro. (Debe animarse a los estudiantes a que especulen acerca del panorama para varios marcos temporales).

CAPÍTULO 26

Figura 26-1
Las especies invasoras, puesto que no evolucionaron en el hábitat en el que fueron introducidas, podrían ocupar un nicho que es casi idéntico al de una especie nativa (por ejemplo, el mejillón cebra compite con otras especies de mejillones de agua dulce y almejas). Una especie invasora exitosa tiene adaptaciones (por ejemplo, una mayor tasa de crecimiento o de reproducción), lo que le permite competir eficazmente con otras especies. Además, probablemente todas las especies nativas tienen depredadores locales, mientras que las especies invasoras no. La ausencia de depredadores también ayuda a las especies invasoras a competir eficazmente con las nativas si ocupan nichos muy similares.

Figura 26-3
Ésta es una pregunta con respuesta abierta; a continuación se incluyen algunos ejemplos: la excelente vista del halcón y el color de camuflaje del ratón. Los ojos de los depredadores que miran directamente hacia delante permiten una visión binocular y una buena localización de la presa, y los ojos situados a los lados de muchas presas dan una visión de 360 grados, lo que les permite detectar a los depredadores casi desde cualquier ángulo visual. Los pastos han desarrollado hojas con silicio resistente, y los herbívoros que se alimentan de ellos tienen dientes que crecen de manera continua durante toda su vida, de forma que no se desgastan completamente al comer los pastos abrasivos.

Figura 26-5
Aunque los científicos no han observado los ejemplos de evolución en el momento en que ésta tuvo lugar, un escenario probable es el siguiente. La mutación causó que algunos animales se parecieran más estrechamente al ambiente que otros miembros de su especie. Estos individuos tenían menos probabilidades de ser vistos y atrapados por los depredadores. Como resultado, sobrevivieron y se reprodujeron más, transmitiendo su apariencia determinada genéticamente a su progenie. Durante prolongados periodos de tiempo, las mutaciones que posteriormente dieron más realce al parecido con el entorno redujeron la depredación, haciendo una selección a favor de los individuos que presentaban esos rasgos genéticos.

Figura 26-11
Mientras que la presa suculenta a menudo ha evolucionado hasta parecerse al ambiente, las especies de presas venenosas (como la oruga monarca que almacena una toxina en su cuerpo) avisa con frecuencia su presencia por medio de brillantes colores. Los depredadores, una vez advertidos de su presencia, evitan molestarlas.

Figura 26-13
La gente cuyas actividades influyen en la comunidad puede hacer un esfuerzo especial para preservar o restaurar aquellas especies que dependen de la estructura comunitaria.

Figura 26-14
En los bosques en que se erradican los incendios, los árboles crecen de forma muy abundante y densa, y son menos sanos porque compiten unos con otros para captar la luz solar, los nutrimentos y el agua. Un incendio en estas condiciones arde a mayor temperatura y más profusamente, dejando menores cantidades de plantas vivas y de semillas para la recolonización del área, lo cual retarda la sucesión. Los incendios pequeños y de mayor frecuencia abren espacios en el bosque y permiten la sucesión localizada, lo cual aumenta el número de hábitat disponibles para una diversidad de especies animales y vegetales.

CAPÍTULO 27

Figura 27-3
En las tierras de labranza, una productividad elevada es respaldada por las temperaturas óptimas para el crecimiento de las plantas, una larga temporada de crecimiento y bastante humedad, como sucede en las selvas lluviosas. La falta de agua limita la productividad en los desiertos. En los ecosistemas acuáticos una productividad elevada se ve respaldada por la abundancia de nutrimentos y luz adecuada, como sucede en los estuarios. La ausencia de nutrimentos limita la productividad en mar abierto.

Figura 27-6
Siempre que se utiliza la energía, se aplica la segunda ley de la termodinámica. Cuando la energía se convierte de una forma a otra, su cantidad útil disminuye. Buena parte de esta energía se pierde en forma de calor. Como se transfiere relativamente poca energía de un nivel trófico al siguiente, para mantener el estado de vida sumamente organizado, los animales deben consumir una gran cantidad de calorías del nivel trófico que está debajo de ellos. La disponibilidad de energía es más alta en los organismos que dependen de la fotosíntesis, el proceso que les permite atraparla directamente de la luz solar. La disponibilidad de energía disminuye con cada sucesiva transferencia de la misma a niveles tróficos más altos.

Figura 27-9
La necesidad de la humanidad de lograr cosechas abundantes para alimentar a la creciente población ha conducido a tener que atrapar el nitrógeno por medio de procesos industriales, para luego emplearlo en fertilizantes. Además, la alimentación a gran escala del ganado genera enormes cantidades de desechos nitrogenados. Los óxidos de nitrógeno se generan también cuando se queman combustibles fósiles en las plantas generadoras de electricidad, los vehículos las fábricas y cuando se queman los bosques. Las consecuencias incluyen la fertilización excesiva de lagos, ríos y partes del océano que reciben las aguas de escurrimiento procedentes de tierra firme. Otra consecuencia importante es la lluvia ácida, en la cual los óxidos de nitrógeno formados por la combustión producen ácido nítrico en la atmósfera; este ácido se deposita después en tierra firme.

CAPÍTULO 28

Figura 28-1
El gradiente de temperatura del ecuador al polo permanecería, pero no habría cambio en la duración del día o en las estaciones del año.

Figura 28-6
Ambas viven en medios áridos, así que su evolución ha seleccionado cuerpos carnosos que almacenan agua. En cada caso, se ha reducido el área de las hojas, limitando la evaporación. Ambas plantas son atractivas para los animales del desierto porque almacenan agua; como resultado de esta presión depredadora, ambas poseen espinas para su defensa.

Figura 28-9
Los nutrimentos son abundantes en las selvas tropicales lluviosas, pero no se almacenan en el suelo. La temperatura y la humedad óptimas en los climas tropicales permiten a las plantas utilizar de manera tan eficiente los nutrimentos que casi todos éstos se almacenan en los cuerpos de las plantas, y en menor grado, en el cuerpo de los animales a los que alimentan. Estas condiciones de crecimiento sostienen a un conjunto tan vasto de plantas, las cuales, a la vez, proveen hábitat y fuentes de alimento suficientes para diversos animales.

Figura 28-14
Las semillas adaptadas a germinar sólo cuando el agua es la adecuada con frecuencia tienen en su cubierta sustancias que inhiben la germinación. Estas sustancias son solubles en agua, las cuales se eliminan cuando las lluvias son abundantes y entonces las plantas tienen muy buenas oportunidades de completar su ciclo vital.

Figura 28-17
Las praderas de pastizales altos son vulnerables a dos intrusiones principales. Primero, si los humanos suprimen los incendios naturales, las cantidades adecuadas de lluvia permiten a los bosques "tomar las riendas". Segundo, estos biomas ofrecen los suelos más fértiles del mundo y presentan excelentes condiciones para la agricultura, la cual ha desplazado a la vegetación nativa.

Figura 28-29
Los ecosistemas costeros tienen abundancia de los dos factores limitantes para la vida acuática: los nutrimentos y la luz para sostener a los organismos fotosintetizadores. Tanto la surgencia de las profundidades del océano como los escurrimientos terrestres proveen nutrimentos, dependiendo de la ubicación del ecosistema. Las aguas poco profundas en estas áreas dejan que la luz adecuada penetre para sostener a las plantas enraizadas y/o las algas ancladas, las cuales a la vez brindan alimento y refugio a una gran variedad de vida marina.

Figura 28-30
La decoloración se refiere a la pérdida de algas simbióticas que normalmente habitan en los tejidos coralinos y que les proveen la energía captada durante la fotosíntesis y el carbonato de calcio necesario para formar los esqueletos de coral. La pérdida de estos recursos a la larga puede matar a los corales. La decoloración es una respuesta común al agua excesivamente caliente, de manera que el calentamiento global contribuye a la desaparición de los arrecifes de coral.

Créditos fotográficos

Fotos iniciales de unidad: Unidad 1: Dennis KunkeLPhototake NYC; Unidad 2: Ron Kimball/Ron Kimball Photography; Unidad 4: Paradise, Parte 1 de la Trilogía de la Tierra por Suzanne Duranceau/Ilustradora, Inc.

Capítulo 1 inicial: NASA Headquarters; 1-5: Christine Case; 1-9: AP Wide World Photos; 1-13: Teresa y Gerald Audesirk; E1-2: Nigel J. Dennis/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 2 inicial: Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.; 2-10: Banana Stock/Jupiter Images-FoodPix-Creatas-Brand X-Banana Stock-PictureQuest; 2-12: Charles D. Winters/Photo Researchers, Inc.; 2-13a: Robert B. Suter, Vassar College; 2-13b: Teresa y Gerald Audesirk; E2-1c: National Institutes of Health/Science Source/Photo Researchers, Inc.; E2-2: Chocolate Manufacturers Association

Capítulo 3 inicial: © Yun Suk-Gong/epa/CORBIS, Todos los derechos reservados; 3-8a: Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 3-9b: Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 3-9c: Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; 3-10R: Richard Kolar/Animals Animals/Earth Scenes

Capítulo 4 inicial: ©2006 Advanced Tissue Sciences, a Division of Advanced BioHealing, Inc. Todos los derechos reservados; Inicial inserto: ©206 Advanced Tissue Sciences, a Division of Advanced BioHealing, Inc. Todos los derechos reservados; 4-9b: Dra. Elena Kiseleva/SPL//Photo Researchers, Inc.; 4-11: Omikron/Science Source/Photo Researchers, Inc.; 4-12abajo/der: Barry F. King/Biological Photo Service; 4-13: Lee W. Wilcox; 4-16b:Thomas Eisner, Cornell University; 4-18: © E.H. Newcomb & W.P Wergin-/Biological Photo Service, Terraphotographics; 4-19: Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; 4-20c: John Cardmore/BPS/Getty Images Inc.-Stone Allstock; 4-20d: TEM muestra la cadena de membranas fotosintéticas, CCMEE 5410. Phycobilisomeswere no se observa (Bar. 100nm). De PNAS 1/18/5; Vol. 12 (3) pág. 852, Fig 2A por Scott R. Miller, *et al.* Copyright © 205 National Academy of Sciences, USA; 4-21: © BBC Photo Library; E4-1b-abajo/izq, der: Brian J. Ford; E4-2b: David M. Phillips/Visuals Unlimited; E4-2d: National Library of Medicine

Capítulo 5: 5-10a,b,c: Joseph Kurantsin-Mills, The George Washington University Medical Center; 5-11 abajo/der/izq: Nigel Cattlin/Holt Studios International/ Photo Researchers, Inc.; 5-13: BCC Microimaging, Corp. Reproducida con permiso; 5-15b: © K.W. Jeon-/Visuals Unlimited; 5-15c: Dennis Kunkel/ Phototake NYC; 5-16der: L.A. Hufnagel, aspectos de ciliados protistas (Ciliophora), Journal of Electron Microscopy Technique, 1991. Microfotografiado por Jurgen Bohmer y Linda Hufnagel, University of Rhode Island; 5-21a: American College of Physicians; 5-21b: Scott Camazine/Phototake NYC; E5-1: Getty Images, Inc.; E5-2a: Reproducido con permiso de: Permeabilidad del agua en aquaporinas-1 (AQP1). Fig 3, Parte D de Trends in Biochem Science 1994, octubre; 19(10): 421-5 por Chrispeels MJ y Agre P Copyright © 1994 por Elsevier Science Ltd. Photo, cortesía de G.M. Preston

Capítulo 6 inicial: 6-1: © Tim Davis / CORBIS Todos los derechos reservados

Capítulo 7 inicial: Julian Baum/Photo Researchers, Inc.; 7-2izq: © J. Michael Eichelberger/Visuals Unlimited; 7-6: Teresa y Gerald Audesirk; 7-9: Colin Milkins/Oxford Scientific Films/Animals Animals/Earth Scenes

Capítulo 8 inicial inserto: Agence Zoom/Stringer-/Getty Images, Inc.; 8-3b: Teresa Audesirk

Capítulo 9 inicial: Yann Arthus-Bertrand/CORBISNY; 9-4b: © The Nobel Foundation 208; 9-4c: Cold Spring Harbor Laboratory Archives/Peter Arnold, Inc.; 9-5c: Michael Freeman/Phototake NYC; 9-9: De: New England Journal of Medicine: Vol. 350: 2682-2688, junio, 24, 204; Schuelke, Wagner. Stolz, ubner, Riebel, Komen, Braun, Tobin, Mutación de miostatina asociada con engrosamiento de los músculos por hipertiroidismo en un niño. Copyright © 208 Massachusetts Medical Society. Todos los derechos reservados; E9-3: A. Barrington Brown/Photo Researchers, Inc.; E9-7: Dr. Gopal Murti/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 10: 10-6b: From Hamkalo y Miller. Vista de microscopio electrónico de material genético, figura 6a, pág. 379. Reproducido con permiso de Annual Review of Biochemistry, Vol. 42. © 1973 por Annual Reviews, Inc.; 10-12: Estate of Murray L. Barr, M.D., Robert M. Barr, M.D., Executor; E10-1: Howard W. Jones, Jr., M.D. Eastern Virginia Medical School; E10-2: Reproducido de C.J. Epstein *et al.*, Werner's syndrome: A review of its symptomatology, natural history, pathologic features, genetics, and relationship to the natural aging process. Medicine 45(3):177-221 (1966). Copyright © 1966 por Lippincott Williams & Wilkins.

Capítulo 11: 11-1a: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; 11-1b: John Durham/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 11-1d: Teresa y Gerald Audesirk; 11-6: Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; 11-9: CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 11-10a-h: M. Abbey/Photo Researchers, Inc.; 11-31: Paul J. Smith y Rachel Errington /Wellcome Trust Medical Photographic Library; E11-1: Cortesía de The Roslin Institute.; E11-2a: Business Wire Photos via Newscom.com/NewsCom; E11-2b: Tony Gutierrez/AP Wide World Photos

Capítulo 12 inicial: Ronald Modra / Sports Illustrated; 12-2: Archiv/Photo Researchers, Inc.; 12-21: Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; 12-26: Jane Burton/Bruce Coleman Inc.; 12-29a: Dennis Kunkel/Phototake NYC; 12-31arriba: Gunn y Stewart/Mary Evans/Photo Researchers, Inc.; 12-33a: CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 12-33b: Lawrence Migdale/Lawrence Migdale/Pix; E12-1: A.Menashe/Humanistic-photography.com

Capítulo 13: 13-1a arriba/der: Stanley N. Cohen/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 13-2: www.glofish.com; 13-8: Monsanto Company; 13-12b: Cortesía de Promega Corporation; E13-1: Janet Chapple, autor de Yellowstone Treasures: The Traveler's Companion to the National Park; E13-4: Cortesía de Syngenta

Capítulo 14: 14-4c: Chip Clark; 14-10a,b,c: Photo Lennart Nilsson/Albert Bonniers Forlag AB; 14-13b: Timothy O'Keefe/Tom Stack & Associates, Inc.; 14-15: Patti Murray/Animals Animals/Earth Scenes; E14-2: Don & Pat Valenti/DRK Photo; E14-2ins: Ingo Arndt-/Foto Natura/Minden Pictures

Capítulo 15: 15-8-1: Alan Mason Chesney Medical Archives del Johns Hopkins Institutions; 15-10a: Patti Murray/Animals Animals/Earth Scenes; 15-10b: Tim Davis/Davis/Lynn Images; 15-11: W. Perry Conway-/Tom Stack & Associates, Inc.; 15-14: Thomas B. Smith, Ph.D./Profesor de ecología y biología evolutiva y director del Center for Tropical Research/UCLA Institute of The Environment

Capítulo 16 inicial: Claro Cortes IV/Reuters Limited; 16-4: Tim Laman/NGS Image Collection: 16-5: Joy Spurr/Bruce Coleman Inc.; 16-6: Loic Degen; 16-7a,b,c: De: Nature 203 425:679, Fig 1a. especiación de genes simple que se enrollan de izquierda a derecha. Por Rei Ueshima y Takahiro Asami; 16-8: Gerard Lacz /Animals Animals/Earth Scenes; E16-3: Mileniusz Spanowicz

Capítulo 17 inicial: National Geographic Image Collection; 17-5: Michael Abbey/ Visuals Unlimited; 17-7: Ilustración de Ludek Pesek/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 17-13: ©Michel Brunet/M.P.F.T.; 17-16: David Frayer, Dept. de Antropología, University of Kansas

Capítulo 18 inicial: Tom Brakefield/DRK Photo; 18-2a: C. Steven Murphree/Biological Photo Service; 18-2b: Dr. Greg Rouse, Departamento de Invertebrados, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; 18-4b: Reimpreso con permiso de Springer-Verlag de W. J. Jones, J. A. Leigh, F. Mayer, C.R. Woese, y R.S. Wolfe, Archivos de Microbiología 136:254-261 (1983). © 1983 por Springer-Verlag GmbH & Co KG. Imagen cortesía de W. Jack Jones

Capítulo 19 inicial: AP Wide World Photos; 19-3: © Eye of Science/Photo Researchers, Inc.; 19-4: A.B. Dowsett/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 19-6: Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; 19-7: CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 19-8: Dennis Kunkel/Phototake NYC; 19-9a,b: C. P. Vance/Visuals Unlimited; 19-11UL: MANFRED KAGE/Peter Arnold, Inc.; 19-11arriba-/der: Dept. de Microbiología, Biozentrum/Photo Researchers, Inc.; 19-13: Oliver Meckes/Ottawa/Photo Researchers, Inc.; 19-14: © EM Unit, VLA/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 20 inicial: Olivier Digoit/Alamy Images; 20-1: M. I. Walker/Photo Researchers, Inc.; 20-2a: Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC; 20-2b: Eric Grave/Science Source/Photo Researchers, Inc.; 20-3: P. M. Motta y F.M. Magliocca/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 20-4: David M. Phillips/The Population Control/Photo Researchers, Inc.; 20-6: Oliver Meckes/Photo Researchers, Inc.; 20-7: William Merrill, Penn State University; 20-9a: D.P. Wilson/Eric y David Hosking/Photo Researchers, Inc.; 20-9b: Minden Pictures; 20-10: David M. Phillips-/Visuals Unlimited; 20-14: Oliver Meckes & Nicole Ottawa/Eye of Science/Photo Researchers, Inc.; 20-15b: Manfred Kage/Peter Arnold, Inc.; 20-16: Dennis Kunkel/Phototake NYC; 20-17a: P.W. Grace/Science Source/Photo Researchers, Inc.; 20-17b: Cabisco/Visuals Unlimited; 20-18W: Cabisco/Visuals Unlimited; 20-19: Mark Conlin Photography; 20-20a: © Ray Simons/Photo Researchers, Inc.; 20-20b: SeaPics.com

Capítulo 21 inicial: Michael W. Beug; 21-1a: Robert & Linda Mitchell Photography; 21-1b: Elmer Koneman-/Visuals Unlimited; 21-2: Jeff Lepore/Photo Researchers, Inc.; 21-4: Thomas J. Volk, TomVolkFungi.net; 21-5b: Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC; 21-6ins: Andrew Syred/Photo Researchers, Inc.; 21-8ins: S Lowry/Univ.Ulster/Getty Images Inc.-Stone Allstock; 21-9b: David M. Dennis/Tom Stack & Associates, Inc.; 21-10: Darrell Hensley, Ph.D., University of Tennessee, Entomology & Plant Pathology; 21-13: Stanley L. Flegler/Visuals Unlimited; 21-15a: Michael Fogden/DRK Photo; 21-15b: Hugh Sturrock/Univer-

sity of Edinburgh; 21-16: David M. Phillips/Visuals Unlimited; 21-17: Teresa y Gerald Audesirk; 21-19: G.L. Barron/Biological Photo Service; 21-20: Cabisco-/Visuals Unlimited

Capítulo 22: 22-8b: Teresa y Gerald Audesirk

Capítulo 23 inicial: Eloy Alonso Gonzalez/Reuters Limited; 23-4c: © Charles Seaborn/Odyssey/Chicago; 23-6c: Teresa y Gerald Audesirk; 23-6d: David B. Fleetham/SeaPics.com; 23-9a: Dr. Richard Kessel & Dr. Gene Shih/Visuals Unlimited/Getty Images, Inc.; 23-9b: M. I. (Spike) Walker/Alamy Images; 23-9c: Dr. Wolfgang Seifarth; 23-10arriba/der1: Martin Rotker /Phototake NYC; 23-10arriba/der2: Stanley Flegler-/Visuals Unlimited; 23-12a: Kjell B. Sandved/Butterfly Alphabet, Inc.; 23-12b: ©204Peter Batson/Image Quest Marine; 23-12c: J.H. Robinson/Photo Researchers, Inc.; 23-14a: Ray Coleman/Photo Researchers, Inc.; 23-14b: Alex Kerstitch/Estate of AIex Kerstitch; 23-17: © Reg Morrison/Auscape/Minden Pictures; 23-21a: Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC; 23-21c: Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.; 23-21e: Stanley Breeden/DRK Photo; 23-22c: Teresa y Gerald Audesirk; 23-24a: Tom Branch/Photo Researchers, Inc.; 23-24b: Peter J. Bryant/Biological Photo Service; 23-24c: Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC; 23-24d: Alex Kerstitch/Estate of Alex Kerstitch; 23-25: Tom E. Adams/Peter Arnold, Inc.; 23-26a: Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC; 23-26b: Reproducida con permiso de Howard Shiang, D.V.M., Journal of the American Veterinary Medical Association 163:981, octubre, 1973.; 23-27a: Teresa y Gerald Audesirk; 23-27b: Jeff Foott Productions; 23-27c: Chris Newbert-/Bruce Coleman Inc.; 23-28b: Michael Male/Photo Researchers, Inc.; 23-29: Dr. Tsunemi Kuboders/National Science Museum/AP Wide World Photos

Capítulo 24 inicial: Getty Images, Inc.; 24-2: John Giannicchi/Science Source/Photo Researchers, Inc.; 24-3ins: Runk/Shoenberger/Grant Heilman Photography, Inc; 24-3der: Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.; 24-4a: Tom McHugh/Steinhart Aquarium/Photo Researchers, Inc.; 24-4b: Tom Stack & Associates, Inc.; 24-4bI: Breck P. Kent; 24-6a: Peter David/Getty Images Inc. - Hulton Archive Photos; 24-6b: Mike Neumann/Photo Researchers, Inc.; 24-7a: Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.; 24-7b: Alan Root/Survival Anglia/OSF/Photolibrary.Com; 24-8c: Cosmos Blank/National Audubon Society/Photo Researchers, Inc.; 24-10: Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC; 24-11b: Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC; 24-12: Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.; 24-14aI: D. Parer y E. Parer-Cook/Auscape International Proprietary Ltd.; 24-15a: FIip Nicklin/Minden Pictures; 24-15b: Jonathan Watts/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 24-15c: C. y M. Denis-Huot/Peter Arnold, Inc.; E24-1: Stanley Breeden/DRK Photo

Capítulo 25: 25-10: Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.; 25-11: USDA Forest Service Archives, USDA Forest Service. www.insectimages. org; 25-11ins: Milan Zubrick, Forest Research Institute - Slovakia, www.insectimages.org; 25-12: Hellio-Van Ingen/Auscape International Proprietary Ltd.; 25-13a: Robert & Linda Mitchell Photography; E25-3I: Andy Holbrooke/Corbis/Stock Market

Capítulo 26 inicial: Ron Peplowski/DTE Energy; Inicial inserto: Ontario Ministry of Natural Resources/Ontario Ministry of Natural Resources; 26-5a: Marty Cordano/DRK Photo; 26-6a: Jean-Paul Ferrero y Jean-Michel Labat/Auscape International Proprietary Ltd.; 26-6b: Charles V. Angelo/Photo Researchers, Inc.; 26-9b2: Breck P. Kent; 26-10a: Zig Leszczynski/Animals Animals/Earth Scenes; 26-10b: Dr. James L. Castner; 26-10c: Jeff Lepore/Photo Researchers, Inc.; 26-11b: Monica Mather and Bernard Roitberg, Simon Fraser University; 26-12a: Thomas Eisner y Daniel Aneshansley, Cornell University; 26-13a: Teresa Audesirk; 26-15a/der: Krafft-Explorer/Photo Researchers, Inc.; 27-15bL, R: © 1999 Gary Braasch; 26-15c/izq: Raymond German/Corbis/Bettmann; 26-15c/der: Phillip Colla; 26-18a,b: Robert & Linda Mitchell Photography; 26-19L, R: Cristina Sandoval, Ph.D.; E26-2: Gilbert Grant/Photo Researchers, Inc., E26 Chuck Pratt/Bruce Coleman Inc.; E26-2b Robert & Linda Mitchell Photography; E26-2I: Carol Hughes/Bruce Coleman Inc.

Capítulo 27 inicial: JOHN GIUSTINA/Getty Images, Inc.-Taxi; 27-12: Tom Walker/Stock Boston; 27-13: William E. Ferguson; 27-14: Will McIntyre/Photo Researchers, Inc.; 27-18b: Bruce Molnia. 204/U.S. Geological Survey, Denver; 27-18T: W.O. Field, 1941/U.S. Geological Survey, Denver; E27-1: Thomas A. Schneider/SchneiderStock Photography; E27-2: ArcNet. Inc.

Capítulo 28 inicial: Don L. Boroughs; 28-2b: NASA-/Johnson Space Center; 28-6a: Teresa y Gerald Audesirk; 28-6b: Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.; 28-10: J. Maier, Jr./The Image Works; 28-11a: W. Perry Conway/Aerie Nature Series, Inc.; 28-11b: Theo Allofs/Allofs Photography; 28-11d: Aubry Lang/Valan Photos; 28-12: James Hancock/Photo Researchers, Inc.; 28-14: William H. Mullins/Photo Researchers, Inc.; 28-15: Thierry Rannou/Getty Images, Inc.-Liaison; 28-16: Ken Lucas/Visuals Unlimited; 28-18d: Bob Gurr/Valan Photos; 28-18e: Jim Brandenburg/Minden Pictures; 28-19: Teresa y Gerald Audesirk; 28-21b: Teresa y Gerald Audesirk; 28-22a: Teresa y Gerald Audesirk; 28-22bins: EyeWire Collection/Getty Images-Photodisc; 28-29b: Teresa y Gerald Audesirk; 28-29bi: Walter Dawn/National Audubon Society/Photo Researchers, Inc.; 28-29c: Teresa y Gerald Audesirk; 28-29d: Robert R. Given, Marymount College; 28-29di: Stan Wayman/Photo Researchers, Inc.; 28-31d: Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc.; 28-32a: Norbert Wu/Minden Pictures; 28-32b: Peter Batson/ExploreTheAbyss.Com, Ltd.; 28-32c: Dr. Craig R. Smith; 28-32d: © The Natural History Museum, London; 28-UN1: NASA/Goddard Space Flight Center

Capítulo 29 inicial: Arthur A. Allen/Cornell Laboratory of Ornithology; 29-3a: Cortesía de Missouri Department of Transportation; 29-3b: Dave Martin/AP Wide World Photos; 29-4c: Getty Images, Inc.; 29-5a: Cortesía de Tim Davenport/WCS; 29-5b: Guido J. Parra; 29-8b: Earth Sciences & Image Analysis Lab-/NASA/Johnson Space Center; 29-9: © Bruno Locatelli; 29-10: Gerry Ellis/Minden Pictures; 29-11b: Franz Pagot/Alamy Images; 29-13a: Eric York/Grand Canyon National Park; 29-13b: (203) California State Parks; 29-16L. R.: Dr. George Naderman, Former Extension Soil Specialist (retirado). College of Agriculture and Life Sciences, NC State University, Raleigh. NC; 29-17: Paul Conklin/PhotoEdit Inc.; E29-1a,b: South Florida Water Management District; E29-2a: Cortesía de Everglades National Park, Florida. Imagen proporcionada por Visit Florida; E29-3: Dario Novellino/Still Pictures/Peter Arnold, Inc.; E29-4b: Jim Watt / PacificStock.com; E29-5b: Foto de Erie Larsen, Cortesía de Bill Ripple/OSU http://www. cof.orst.edu/wolves; E29-5c: Barry O'Neill/ Yellowstone National Park; E29-6: Reimprimida con permiso de The Rodale Institute's (R) NewFarm.org www.newfarm.org

Índice

Biología: ciencia y naturaleza es resultado del esfuerzo por crear un libro que responda a las necesidades de los estudiantes de hoy, a través de su lectura podrán:

- Aprender acerca de los organismos con los cuales compartimos el planeta.
- Conocer los sucesos importantes en el desarrollo de la biología en el mundo, desde las primeras civilizaciones hasta nuestros días.
- Analizar artículos científicos.

Esta nueva edición inculcará en los estudiantes una fascinación ante la vida que los impulsará a seguir aprendiendo. La obra hace hincapié en la forma en que una adecuada comprensión de la biología puede enriquecer la vida cotidiana.

Visite el sitio web de este libro en:
www.pearsoneducacion.net/audesirk

ISBN 978-970-26-1222-3

90000

9 789702 612223



Visítenos en:
www.pearsoneducacion.net